ECOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

# THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION

**DU 20 MAI 1899**

(Section d'Histoire naturelle et de Pharmacie)

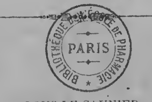
# LE TISSU CRIBLÉ

PAR

Emile PERROT,

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

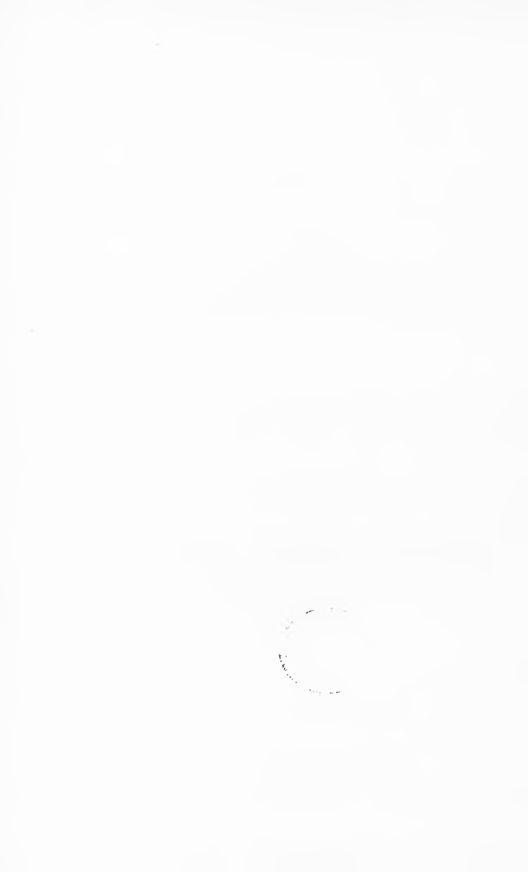
CHEF DES TRAVAUX MICROGRAPHIQUES A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS




LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE LUCIEN DECLUME

1899



ECOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

# THÈSE

## PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION

**DU 20 MAI 1899**

(Section d'Histoire naturelle et de Pharmacie)

# LE TISSU CRIBLÉ

PAR

Emile PERROT,

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES
CHEF DES TRAVAUX MICROGRAPHIQUES A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE
DE PHARMACIE DE PARIS




LONS-LE-SAUNIER
IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE LUCIEN DECLUME

1899

## JUGES DU CONCOURS

MM. PLANCHON, *Président.*
MILNE-EDWARDS.
PRUNIER.
GUIGNARD.
BOURQUELOT.
BEAUREGARD.
BLEICHER.

---

## JUGES SUPPLÉANTS

MM. BOUVIER.
RADAIS.
LEIDIÉ.
BERTHELOT.

---

## SECRÉTAIRE

M.

---

## CANDIDATS

MM. COUTIÈRE.
FAVREL.
GRÉLOT.
GRIMBERT.
PERROT.

# TABLE DES MATIÈRES & PLAN DU MÉMOIRE

## PREMIÈRE PARTIE

### *Morphologie et Physiologie du Tissu criblé*

## JUGES DU CONCOURS

MM. PLANCHON, *Président.*
MILNE-EDWARDS.
PRUNIER.
GUIGNARD.
BOURQUELOT.
BEAUREGARD.
BLEICHER.

---

## JUGES SUPPLÉANTS

MM. BOUVIER.
RADAIS.
LEIDIÉ.
BERTHELOT.

---

## SECRÉTAIRE

M.

---

## CANDIDATS

MM. COUTIÈRE.
FAVREL.
GRÉLOT.
GRIMBERT.
PERROT.

# TABLE DES MATIÈRES & PLAN DU MÉMOIRE

## PREMIÈRE PARTIE

### *Morphologie et Physiologie du Tissu criblé*

## CHAPITRE V.

**Contenu des différents éléments constitutifs du tissu criblé.**



## CHAPITE VI.

**Signification physiologique des divers éléments du liber**



## CHAPITRE VII.



## CHAPITRE VIII.

# DEUXIÈME PARTIE

## *Répartition du Tissu criblé chez les Végétaux.*

(Anatomie topographique du Liber).

### CHAPITRE Ier.

**Structure typique des faisceaux conducteurs dans les différents organes des plantes.**



### CHAPITRE II.

**Formations cribro-vasculaires en dehors de la zone libéroligneuse normale.**



### CHAPITRE III.

**Sur la présence du tissu criblé en dehors de la région libérienne normale** (Tissu criblé extralibérien).

## CHAPITRE IV.

**Influence des diverses adaptations sur la constitution et le développement du tissu criblé.**



## CHAPITRE V.



# TROISIÈME PARTIE

*De la valeur systématique des caractères tirés de la morphologie du Tissu criblé et de leur application en matière médicale.*

# DU TISSU CRIBLÉ




## HISTORIQUE

On sait aujourd'hui que les organes principaux de la circulation chez les végétaux supérieurs sont : les *vaisseaux ligneux* et les *tubes criblés*. Ces deux sortes d'éléments caractérisent le *tissu vasculaire* qui constitue la partie essentielle du *bois* et le *tissu criblé* qui forme celle du *liber*.

La dénomination de liber est de beaucoup plus ancienne que la connaissance des tubes criblés, car elle remonte au XVII[e] siècle. Déjà du temps de Malpighi (1) et de Grew (2), on appelait plus spécialement *liber*, les éléments fibreux disposés en strates plus ou moins régulières dans la partie interne de l'écorce.

Du Hamel (3), en 1751, rappelle que Malpighi « prétend que les couches ligneuses sont produites par les couches intérieures de l'écorce, qu'on nomme *liber*, et qui s'endurcissent en bois. » Grew pense que les couches ligneuses nouvelles sont une production spéciale de l'écorce et diffèrent complètement du liber. Du Hamel (3), tout en déduisant de ses expériences physiologiques des conclusions analogues à ce dernier auteur, hésite à rejeter complètement les idées de Malpighi ; il admet que « le

(1) Marcellus Malpighius. — *Anatomes Plantarum Idea*, 1671 et *Anatome Plantarum*, 1675 (De Cortice); in Opera omnia, publié à Londres, 1687.

(2) Nehemiah Grew. — *The Anatomy of Plants* begun a general *Account* of *Vegetation founded thereupon*, 1671, publié à Londres, 1682.

(3) Du Hamel. — *Sur la formation des couches ligneuses dans les arbres*. Histoire de l'Académie royale des Sciences, publié en 1755.

liber est formé de lames minces situées les unes sur les autres. » Ayant enlevé l'écorce d'un Cerisier, il vit apparaître à la superficie du bois des mamelons gélatineux, qui formèrent une nouvelle écorce, sous laquelle des couches ligneuses prirent naissance ; c'est cette zone gélatineuse génératrice qu'il appela *cambium*.

Pendant tout le XVIIIe siècle, l'anatomie végétale ne fit guère de progrès, et il faut arriver jusqu'à DE MIRBEL (1), en 1801, pour voir préciser le rôle attribué au liber : « Dessous le parenchyme, dit-il, est le liber qui produit insensiblement les couches corticales et l'aubier : les premières augmentent l'épaisseur de l'écorce ; le second multiplie les cônes ligneux. »

Le liber n'est pas un organe parfait, continue cet éminent botaniste, car il est susceptible de modifications. On l'observe dans la racine, la tige, les branches et « il se développe au fur et à mesure que l'arbre croît. Il doit son développement à la substance organisatrice (cambium de DU HAMEL), qui suinte à la superficie du corps ligneux, pour se transformer peu à peu en tissu organisé. » Pour DE MIRBEL (2), « les couches du liber sont composées de deux éléments organiques très différents : le tissu tubulaire qui forme des réseaux concentriques et le tissu cellulaire qui remplit leurs mailles et les enchaîne les uns aux autres. » Le liber, écrit-il encore, est doué d'une force vitale qui s'exerce dans tous les sens, et c'est en lui que réside la faculté productrice des végétaux. Il répare les blessures de l'écorce et c'est par lui que s'opère l'union de la greffe et du sujet; tout l'art consiste dans ce cas, à mettre en contact les deux libers. Les boutures ne prennent que par le liber qui produit de nouvelles racines.

A cette époque, DE MIRBEL admettait la transformation du liber en bois (3) : les couches extérieures étant repoussées vers la périphérie et les couches internes vers l'extérieur. La discussion s'engage entre le savant français et les trois savants allemands BERNARDHI (4), TREVIRANUS (5), RUDOLPHI (6), concurrents du prix

(1) C.-F. Brisseau-Mirbel. — *Histoire naturelle générale et particulière des plantes*, t. I, p. 163, an X (1801).

(2) Id. — *Exposition de la théorie de l'organisation végétale*, p. 251, Paris, 1809.

(3) Id. — *Sur l'origine et le développement du liber*. Bull.Soc. Philomat, 1816.

(4) Bernardhi. — *Beobachtungen über Pflanzengefässe*, Erfurt, 1805.

(5) Treviranus. — *Vom enwendigen Bau der Gewæchse*, Göttingen, 1806.

(6) Rudolphi. — *Anatomie der Pflanzen*, Berlin, 1807.

d'histologie proposé par l'Université de Göttingue, et plus particulièrement avec ce dernier dont les contradictions « parfois peu polies » viennent souvent à l'appui des idées de DE MIRBEL. En résumé, à part de très faibles divergences de vues, les travaux de ces anatomistes les amènent sensiblement à des conclusions analogues. BERNARDHI partage même d'une façon très nette la manière de voir du savant botaniste du Muséum, et pense qu'il faut comme lui, distinguer trois formes du tissu végétal : *moelle*, *vaisseaux*, *liber*.

Au point de vue physiologique, DE MIRBEL démontre que la sève ascendante, composée surtout d'eau, monte par les éléments du bois et que ce phénomène ne saurait être attribué à la capillarité; il admet ensuite :

1° « Qu'il n'y a pas de sève descendante, à moins que par un abus de mots, l'on ne donne ce nom au cambium, etc.;

2° « Que la liqueur que l'on trouve au printemps et au mois d'août entre l'aubier et l'écorce, diffère essentiellement de la sève; qu'elle suinte plutôt qu'elle ne coule du sommet des arbres vers leur base; que cette liqueur est le suc qui développe et fortifie le tissu végétal. »

En 1816, il revient sur son opinion de la transformation des feuillets du liber en bois. Il reconnaît le bien fondé de certaines observations de TREVIRANUS, DU PETIT-THOUARS, KNIGHT, KEISER. Il est d'avis que le cambium, « n'est pas une liqueur, mais un tissu très jeune qui continue le tissu plus ancien, et qui est nourri et développé par une sève très élaborée. »

Le tissu provenant de ce cambium se différencie en bois du côté de l'aubier, et en liber au contact du liber.

En 1828 (1), un nouveau mémoire confirme ses recherches antérieures.

Quelques années plus tard, en 1837, TH. HARTIG (2) découvrit dans la couche du liber d'un grand nombre de nos végétaux ligneux, des files de cellules présentant des ponctuations sur leurs parois transversales, et aussi parfois sur les parois latérales; il leur donna le nom de tubes criblés (SIEBRÖHREN).

(1) De Mirbel.— *Sur l'origine du liber et du bois.* Mémoires du Muséum, 1828.

(2) Th. Hartig. — *Vergleich. Untersuch. ü. d. Organisation des Stammes d. einh. Waldbäume.* Iahresber. d. bot. Vereins am Mittel und Niederrhein. Bonn und Coblentz, 1837.

Pendant un certain temps, on n'attacha guère d'importance à cette découverte; les fibres et les cellules scléreuses continuaient d'attirer plus spécialement l'attention; mais, en 1854, parut un remarquable mémoire de Th. Hartig (1) sur les tubes criblés du faisceau de *Cucurbita Pepo*.

L'année suivante, Hugo von Mohl (2) reprend la question qu'il considère comme loin d'être élucidée; il étudie le liber des *Bignonia*, et désigne sous le nom de *cellules grillagées* (*Gitterzellen*) les éléments pourvus de ponctuations signalées aussi par Moldenhawer. Ces ponctuations seraient toujours fermées par une membrane très ténue et jamais entièrement perforées. C'est pour cette raison qu'il préfère l'expression de *cellules grillagées* qui ne préjuge de rien, à celle de *cellules criblées*, qui implique l'idée de perforation complète.

La morphologie du liber des *Tilia europæa*, *Juglans regia*, *Vitis vinifera*, *Fagus sylvatica*, etc... fait l'objet d'une description spéciale; H. von Mohl montre que l'*absence complète d'éléments scléreux* n'est pas une raison pour nier l'existence du liber dans certaines espèces, telles que : *Betula alba*, *Viburnum Lantana*, etc. C'est également lui, qui le premier, signale la régularité caractéristique des éléments libériens dans beaucoup de Conifères, et affirme la présence du liber chez les Monocotylédones, malgré leur structure si différente de celle des Dicotylédones.

Après avoir reconnu dans le liber un organe complexe, H. v. Mohl cherche à se rendre compte de sa valeur physiologique, et pense « que la partie la plus importante est constituée par les cellules à parois minces *(cellules grillagées)* qui ne manquent jamais. Il est visible, en effet, que ces cellules molles, jeunes et riches en matières fluides, sont incomparablement plus propres que les premières à jouer un rôle actif, dans les fonctions de nutrition et d'accroissement de la plante. » Il admet de la sorte la présence d'une sève nourricière descendante, qui chemine dans l'épaisseur des couches les plus profondes de l'écorce; cette sève élaborée dans les feuilles est ramenée vers les parties inférieures par les cellules grillagées qui se montrent d'ailleurs extrêmement riches en substances mucilagineuses et en protéine. »

(1) Th. Hartig. — *Ueber die Querscheidewände der einzelnen Gliedern der Siebröhren in* Cucurbita Pepo., Bot. Zeit., 1854.

(2) H. v. Mohl. — *Einige Andeutungen über d. Bau des Bastes*. Bot. Zeit., 1855.

En 1858, Nægeli (1) précise la notion scientifique des régions libérienne et ligneuse, qu'il nomme *Phloem* et *Xylem*. Le phloème comprend le *parenchyme*, le *sclérenchyme* ou les *fibres* (*Bast* des anciens botanistes), le *liber mou* (*Weichbast*) et les cellules grillagées (*Gitterzellen*) ; le xylème contient les *vaisseaux*, le *sclérenchyme ligneux* (*Holz* des anciens botanistes), l'*aubier* et le *parenchyme*.

Plus tard, en 1861 (2), il étudie avec soin le liber de *Cucurbita Pepo*, et il désigne sous le nom de *cellules cambiformes*, (*Cambiformzellen*) des cellules à parois minces accompagnant les tubes criblés et plus petites que ces derniers.

A partir de cette époque, tous les anatomistes s'occupent plus ou moins du liber, et il nous devient impossible de citer tous les auteurs qui en font mention incidemment. Nous aurons d'ailleurs l'occasion de signaler les travaux contenant des renseignements sur l'anatomie ou la distribution du liber, dans les chapitres spéciaux qui suivront. Dans l'exposé historique de cette question, nous n'envisagerons plus que les recherches dont le liber a été plus spécialement l'objet. Disons cependant que Schacht (3) distingue trois types de tubes criblés chez les Phanérogames :

1° Tubes transversalement coupés par des cribles simples ; 2° tubes terminés par des cloisons obliques et munis de plusieurs cribles ; 3° tubes fusiformes pourvus de cribles sur leurs parois radiales.

Des considérations nouvelles sur la région du liber sont fournies par Vesque (4), qui, en 1875, consacre un chapitre tout entier, dans son *Anatomie comparée de l'écorce*, au tissu libérien. Il pose en principe que « *l'élément tout à fait caractéristique du système libérien est la cellule grillagée*. » Le liber, dit-il, existe toujours à la partie externe du bois dans la tige adulte : il peut aussi se rencontrer à la partie interne, et même se montrer inclus dans la partie ligneuse. La région libérienne primaire et secondaire étant nettement délimitée, il en répartit ainsi les éléments constitutifs :

(1) C. Nægeli. — *Beitræge zur wissenschaftlichen Botanik*, Heft I, Leipzig, 1858, p. 9.

(2) C. Nægeli. — *Ueber die Siebröhren von* Cucurbita Pepo ; Sitzungsb. der münchener Akad., 1861.

(3) Schacht.— *Der Baum*, 3e édit., 1860, p. 208.

(4) J. Vesque. — *Anatomie comparée de l'écorce*. Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, t. II, 1875, p. 132-182.

| | | |
|---|---|---|
| Eléments essentiels | de protection | *Fibres libériennes.* |
| | de nutrition | *Cellules grillagées.* *Parenchyme libérien.* *Cellules cristalligènes.* |
| Organes accidentels | simples. — | *Laticifères. Cellules secrétrices.* |
| | composés. — | *Canaux secréteurs.* |
| Eléments dus à des transformations ultérieures | *Sclérenchyme.* *Parenchyme corné* (Prosenchyme). | |

On voit ainsi que Vesque, s'il ajoute, dans son remarquable travail, beaucoup d'observations nouvelles sur le tissu criblé, synthétise surtout les travaux de ses devanciers en précisant simplement les résultats obtenus. Il confond encore sous le nom de fibres libériennes : les fibres libériennes proprement dites et les fibres péricycliques. Néanmoins il cherche à se rendre compte de la nature du contenu des cellules grillagées (*cellules grillagées* proprement dites et *tubes cribreux*), du mode de développement des plages criblées (*Siebplatten* de Hanstein (1)), du passage des substances à travers les perforations des cribles, etc. Il critique les observations de Briosi (2) et nie la circulation des grains d'amidon dans les tubes criblés; les pores des plaques criblées sont presque toujours, en effet, de dimension bien insuffisante pour livrer passage aux granules amylacés. Ajoutons que cet auteur décrit la répartition spéciale des tubes criblés dans un grand nombre d'espèces.

En 1877, De Bary (3) expose avec clarté dans son *Anatomie comparée*, l'état de la question du liber, sans toutefois signaler à cet égard aucune découverte réellement importante. C'est seulement en 1880, avec les belles recherches de K. Wilhelm (4) sur le liber des *Cucurbita, Lagenaria, Vitis*, etc., que commence une nouvelle phase de l'histoire de ce tissu. Peu de faits importants

(1) Hanstein. — *Die Milchsaftgefässe*, etc. — Berlin, 1864.

(2) G. Briosi. — *Ueber allgemeines Vork. von Stärke in den Siebröhren.* — Bot. Zeit., 1872.

(3) De Bary.— *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*, 1877.

(4) K. Wilhelm. — *Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates Dicotylerpflanzen*, gr. in-8°, Leipsig, 1880.

ont échappé à la sagacité de cet observateur, et nous pouvons résumer ainsi les principaux résultats de son travail :

1° Les cellules mères des tubes criblés se divisent d'abord longitudinalement pour donner deux éléments, dont l'un deviendra le tube criblé et l'autre une *cellule-compagne (Geleitzelle)*;

2° Les cellules-compagnes sont toujours moins grandes que les tubes criblés qu'elles accompagnent, et leur contenu fortement granuleux possède toujours un noyau volumineux ;

3° Le cal, dont le développement est variable avec les plantes examinées, ne peut être regardé comme un produit de différenciation de la cellulose constituant la cloison criblée ;

4° Les plages criblées *(Vitis)* se comportent exactement comme les cribles simples *(Cucurbita)*;

5° Le cal doit être considéré comme une substance de réserve ; la manière dont il se comporte sous l'action des réactifs colorants, l'éloigne de toutes les substances connues qui proviennent de la différenciation de la cellulose.

Le contenu des tubes criblés que De Bary avait étudié le premier avec soin, attire l'attention de Wilhelm ; mais les observations de ces deux auteurs ne concernent guère que les apparences diverses que présente ce contenu, dans les matériaux traités par l'alcool.

Bien des faits restaient donc encore à élucider. L'étude physiologique du liber, à peine ébauchée, méritait d'être poursuivie ; il fallait aussi étudier plus longuement les variations que subissent les éléments caractéristiques du liber, avec l'âge et les saisons ; enfin il était utile d'entreprendre l'anatomie comparée de ce tissu dans les différents groupes de plantes vasculaires.

Déjà Dippel (1), de Bary (2), Russow (3), avaient abordé ces dernières questions ; ce n'est que dans la même année 1882, que furent publiés deux remarquables mémoires sur ce sujet. Le premier est de de Janczewski (4), le second de Russow.

Chez les Monocotylédones, de Janczewski constate tout d'abord que les cellules procambiales ne se convertissent pas directement

(1) Dippel. — *Ber d. naturforsch.* zu Giessen, 1864.

(2) De Bary. — Loc. cit. 1877.

(3) Russow. — *Vergl. Untersuch. über Leitbündel-Kryptog.*, 1872, p. 118.

(4) E. de Janczewski. — *Etudes comparées sur les tubes cribreux*, in Mem. de la Soc. sc. nat. et math. de Cherbourg, t. XXIII, 1882, et Ann. Sc. nat. Bot., 6e sér., t. XIV, 1882. — *Sur la structure des tubes cribreux* (Compt. rend. 1878).

en tubes criblés comme chez les Gymnospermes. Elles se divisent longitudinalement en deux cellules inégales, dont la plus grande va devenir immédiatement un tube criblé, sans subir de cloisonnements ultérieurs ; tandis que l'autre, beaucoup plus étroite, se cloisonne en travers et engendre toute une série de cellules cambiformes ou cellules-compagnes.

Cet auteur admet trois périodes successives dans l'existence des tubes criblés : 1° la *période évolutive*, pendant laquelle le tube se développe et forme son crible ; 2° la *période active*, pendant laquelle il remplit sa fonction ; 3° la *période passive*, qui est momentanée, devance la mort de l'organe, et se trouve caractérisée par l'absence de toutes traces de protoplasma à l'intérieur des tubes.

Chez les Dicotylédones, l'existence des tubes munis de même de quelques cellules-compagnes, comprend aussi trois phases successives un peu différentes :

1° La *période active* qui débute au moment même de la perforation des cribles, mais d'une durée relativement moindre : en effet, les éléments du liber se renouvellent constamment par suite de l'activité du cambium, qui fournit des tubes nouveaux, destinés à remplacer au fur et à mesure les tubes anciens oblitérés ;

2° La *période transitoire*, très courte, qui comprend le temps pendant lequel les tubes perdent peu à peu leur substance organisée, obstruent leurs cribles par le développement d'un cal destiné à se dissoudre. Il ne reste plus alors que la membrane cellulosique ;

3° *La période passive* pendant laquelle les tubes ne contiennent qu'un liquide aqueux, et ne peuvent plus servir qu'à la circulation de l'eau d'un élément à l'autre, à travers les cribles dépourvus de tout revêtement calleux et par suite ouverts à tout jamais.

Les travaux qui suivent, montreront qu'une semblable distinction entre les phases d'évolution des tubes criblés chez les Monocotylédones et les Dicotylédones, était superflue.

D'autres faits d'une réelle importance ont été mis en lumière par de Janczewski. Il a reconnu par exemple, qu'au point de vue de la durée, les tubes criblés se comportent de deux façons bien distinctes. C'est ainsi que les tubes de *Vitis vinifera*, *Pirus communis*, *Juglans regia*, etc., subissent l'influence des saisons de l'année et se ferment par un cal, en automne, pour s'ouvrir de nouveau et redevenir actifs au printemps suivant ; ceux des *Aristolochia Sipho*, *Tilia parvifolia*, *Fagus sylvatica*, *Rosa*

*canina*, etc., sont, dans la succession de leurs différentes phases, absolument indépendants des saisons. Ces derniers ne présentent qu'une seule période transitoire; ils apparaissent aussi bien en été qu'en hiver et précèdent toujours la disparition définitive de l'activité des tubes ; en un mot, ils sont toujours tributaires de l'âge et indépendants des saisons.

A la même époque, Russow (1) qui s'occupait déjà depuis plusieurs années de toutes les questions intéressant le liber, publie un long mémoire, dont les conclusions ne diffèrent pas sensiblement de celles de de Janczewski, au moins en ce qui concerne les tubes des Monocotylédones. Mais il n'en est pas de même pour les Dicotylédones, chez lesquelles il étudie un certain nombre d'espèces nouvelles dont les tubes criblés appartiennent au type de la Vigne, tandis que d'autres possèdent des cloisons criblées à peu près transversales et à un seul crible.

Grâce à l'action combinée du ***bleu d'aniline*** et d'une solution d'***iodure de potassium iodé,*** il a pu apercevoir dans le cal, des stries qui n'avaient été remarquées ni par Wilhelm, ni par de Janczewski.

Il pense aussi que les cribles des Gymnospermes ne sont jamais ouverts, et il ajoute : « Cependant il serait absurde d'admettre qu'il n'y a pas ici de passage du contenu d'une cellule à l'autre à travers le crible, parce que ses pores sont bouchés par le cal. »

Russow a vu le premier les granulations protoplasmiques s'engager dans les ponctuations des cribles et passer d'un tube dans l'autre ; de plus, il fait provenir le cal de la substance qui remplit le tube, et non de la transformation de la cellulose de la membrane qui doit former le crible. A l'appui de cette hypothèse, il montre que « la portion de la membrane qui doit se transformer plus tard en un crible, est déjà ponctuée avant l'apparition du cal. » L'ouvrage de J. Moeller (2), publié aussi en 1882, est consacré tout entier à l'étude anatomique de l'écorce, c'est-à-dire de la région des plantes située en dehors du cambium ; car on confondait encore sous le nom d'écorce, la région libérienne et la partie corticale. Dans ce livre, on trouve une grande quantité de renseignements et de figures sur l'anatomie topographique du liber, et

(1) Russow. — *Sur la structure et le développement des tubes cribreux*, Sitzungsb. der Dorpater Naturf. Gesellsch., 1882 ; *traduction in* Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. XIV, 1882.

(2) J. Moeller. — *Anatomie der Baumrinden*. Berlin, 1882.

même fréquemment des essais taxinomiques basés sur les particularités anatomiques de ce tissu. Cet auteur laisse complètement de côté l'étude physiologique des éléments criblés.

Reprenant l'étude du contenu des tubes criblés, A. Fischer, (1) démontre que les observations des auteurs précédents sont faussées par l'emploi de matériaux conservés dans l'alcool ; il conseille de faire bouillir une plante entière pendant quelques minutes avant d'y pratiquer des sections. On peut résumer ainsi, les principaux résultats des recherches de ce dernier :

1° Il existe des perforations dans la membrane qui sépare les tubes criblés des cellules-compagnes ;

2° Les cellules-compagnes ont un noyau ; les tubes criblés en manquent toujours, et il doit exister une relation entre la présence du noyau et l'élaboration des substances albuminoïdes ;

3° Les cellules-compagnes contiennent souvent une substance albuminoïde semblable à celle qui remplit les tubes criblés et jamais d'amidon ;

4° Le diamètre des tubes et des cellules-compagnes diminue avec celui des nervures dans le limbe des feuilles ; mais les cellules-compagnes sont encore bien développées dans les terminaisons vasculaires, alors que déjà les tubes criblés sont d'une petitesse extrême et le plus souvent privés de véritables cribles.

Il faudrait citer maintenant presque tous les travaux d'anatomie publiés depuis cette époque, nous nous contenterons de signaler quelques mémoires plus spéciaux. C'est ainsi que Morot (2) délimite la région libérienne, en montrant que, très souvent, les paquets de fibres les plus extérieurs qui coiffent le liber, appartiennent à la région périphérique externe du cylindre central (péricycle) ; elles ne sauraient être, par conséquent, considérées comme des fibres libériennes.

En 1889, Lecomte (3) expose une série de belles recherches concernant le tissu criblé. Il reprend les observations de ses prédécesseurs qu'il critique avec beaucoup de soin, apportant à l'appui

(1) Alfred Fischer. — *Ueber der Inhalt der Siebröhren in den unverletzten Pflanze*. Ber. d. d. bot. Gesellsch. III, 1885. — *Studien über die Siebröhrender Dicotylenblätter.* Ber. der Math.-Phys. Classe Konigl. Sachs der Wiss., 1885.

(2) L. Morot. — *Recherches sur le péricycle*, Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. XX, 1885.

(3) M. Lecomte. — *Contribution à l'étude du liber des Angiospermes.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. X, 1889.

des idées nouvelles qu'il énonce, un ensemble d'observations minutieuses.

Parmi les principaux points acquis à la connaissance du liber, par les recherches de cet auteur sur lesquelles nous reviendrons souvent plus tard, citons les faits suivants :

1° Les fibres libériennes diffèrent par des caractères histologiques et microchimiques des fibres extérieures au liber ;

2° On doit considérer comme cellules-compagnes les éléments séparés des tubes criblés par des cloisons tangentielles, au même titre que ceux qui en sont détachés par un cloisonnement radial ou oblique ;

3° Dans le liber primaire des tiges ainsi que dans le liber des feuilles, les tubes criblés appartiennent toujours au type de la Courge.

4° La cloison destinée à devenir un crible n'est pas tout d'abord homogène ; la cellulose ne se développe que suivant des bandes entrecroisées circonscrivant des mailles ; celles-ci, plus perméables que la cellulose, pourront se transformer en ponctuations. Le cal est dû au développement exagéré de la couche mince de la membrane qui recouvre les filaments de cellulose ;

5° Le protoplasma des tubes en activité est vivant ; les tubes ne sont pas des éléments morts. Les mouvements propres du protoplasme des tubes en pleine activité doivent entrer en ligne de compte pour l'explication des phénomènes de transport ;

6° Des germinations de Courge maintenues à l'obscurité, ont développé dans le liber de l'axe hypocotylé des cals volumineux ; tandis que des germinations semblables obtenus en pleine lumière, avaient leurs cribles perforés. Le développement du cal est donc sous la dépendance directe des phénomènes de nutrition.

De nouvelles observations relatives au liber des Cryptogames vasculaires, sont consignées dans le mémoire de Poirault (1), en 1894. Contrairement à l'opinion de Russow et de Janczewski, cet auteur montre à l'aide de réactions microchimiques spéciales, la présence du cal et la perforation des plaques criblées dans les tubes de ces plantes.

Ces nombreux travaux sur le liber n'avaient pourtant pas en-

(1) G. Poirault. — *Tubes criblés des Filicinées*. C. R. 1891.
id. *Recherches sur les Cryptogames vasculaires*. Thèse Fac. des Sc Paris 1894.

core élucidé certains points concernant le développement et la différenciation des éléments constitutifs du tissu criblé. Strasburger (1), dans son remarquable ouvrage sur le tissu conducteur des plantes, donne un excellent exposé de l'état de la question ; il ajoute aussi de nombreuses observations personnelles, surtout en ce qui concerne le liber des Gymnospermes. On trouve en effet, chez ces plantes, en dehors des tubes criblés, des cellules à parois minces finement ponctuées, remplies d'un contenu albuminoïde, et généralement en relation directe avec les rayons médullaires. Ces cellules, qu'il appelle *cellules albuminifères* (Eiweisshaltige Zellen) ont un rôle analogue à celui des cellules-compagnes et servent à la répartition des substances albuminoïdes véhiculées par les tubes criblés.

Terminons enfin cet exposé historique, par les travaux de Léger et Chauveaud sur la différenciation que subissent les parois de certains éléments libériens dans les tissus très jeunes. On savait déjà, que certaines cellules situées dans la région libérienne présentaient des parois épaisses, très réfringentes, nacrées, et P. Lesage avait attiré l'attention sur cette particularité, qui lui semblait générale. C'est L. J. Léger (2) qui, en 1895, donna le nom de *différenciation nacrée* à cette phase évolutive spéciale, qu'il considère plus tard comme l'apanage des tubes criblés pendant un certain temps de leur existence active. En 1897, il publie une longue série de recherches entreprises dans ce sens sur la tige des plantes en général ; d'autre part, Chauveaud (3) décrit des phénomènes analogues dans le développement des tubes criblés de la racine des Monocotylédones, et c'est lui qui le premier, a montré avec précision que cette spécialisation nacrée est caractéristique des tubes criblés. Le revêtement nacré s'accentue progressivement et présente, d'après Chauveaud, sa plus grande épaisseur au moment où la paroi criblée possède ses pores le mieux

(1) Strasburger. — *Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbanen in den Pflanzen*. Iéna, 1891.

(2) L.-J. Léger, *Recherches sur l'app. végétatif des Papavéracées*. Mém. Soc. Linn. de Normandie, t. XVIII, Caen 1895, p. 219.

(2) L.-J. Léger, *Origine et caractères généraux des éléments libériens*. Mém. Soc. Linn., de Normandie, t. XIX, 1897.

(3) G. Chauveaud, *Sur l'évolution des tubes criblés primaires*. C. R. t. CXXV 1897. — Id. *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones*. Ann. Sc. nat. Bot. 8e S., t. IV, 1897.

ouverts : c'est la période de plus grande activité du tube criblé, et il la désigne sous le nom de *phase de différenciation maximum* ; car la différenciation nacrée disparaît peu à peu et n'existe plus dans les éléments inactifs.

Si maintenant nous résumons en quelques lignes l'histoire du liber, nous constatons d'abord que cette dénomination est réservée par les plus anciens botanistes aux fibres situées dans la région interne de l'écorce. La découverte des tubes criblés par Hartig en 1837, amène ensuite les auteurs à s'occuper de leur fonction physiologique. Plus tard Nægeli précise la délimination topographique du liber, puis H. von Mohl, Hanstein, Vesque, Mœller apportent de nouvelles données dans cette étude.

Mais c'est surtout à Wilhelm, puis plus récemment à de Janczewski, Russow, A. Fischer, Lecomte et Strasburger, que l'on doit la connaissance plus approfondie du développement et de la fonction du tissu criblé.

Enfin L.-J. Léger et Chauveaud ont montré dernièrement les modifications intéressantes, subies par la membrane des tubes criblés pendant leur différenciation et jusqu'à la disparition de leur activité.

# PREMIÈRE PARTIE

## *Morphologie et Physiologie du Tissu criblé*

### CHAPITRE I.

### Eléments constitutifs du tissu criblé.

Le *tissu criblé* doit son nom à la présence constante d'éléments essentiels appelés *tubes criblés*. Ceux-ci se composent de cellules allongées disposées en files longitudinales et séparées par des cloisons transversales plus ou moins obliques qui portent des ponctuations spéciales, perméables, ou perforées à la façon d'un crible.

Le tissu qui renferme ces éléments est désigné souvent encore sous le nom de *liber*; il peut être d'origine procambiale (*liber primaire*) ou cambiale (*liber secondaire*). Dans l'un et l'autre cas, on rencontre les mêmes éléments mais avec des dispositions un peu différentes. La dénomination du liber s'emploie surtout en anatomie topographique. Elle désigne plutôt une région ; aussi pour les études anatomiques et physiologiques, est-il préférable de se servir de l'expression de tissu criblé (1).

(1) Les auteurs allemands emploient à propos de ce tissu des dénominations très différentes. Il ne nous paraît pas inutile de donner ici les synonymies. Le mot *Bast* désignait autrefois le liber, tel que le comprenaient les anciens auteurs, c'est-à-dire la région la plus interne de l'écorce, mal délimitée, dans laquelle on rencontre fréquemment des éléments fibreux (*Bastfasern*) disposés parfois en strates plus ou moins régulières. Depuis que la région libérienne est mieux connue, l'expression *Bast* désigne l'ensemble du liber dans le sens de région. C'est Nægeli qui, en voulant préciser le langage anatomique, a créé le mot *Phloem* pour remplacer celui de *Bast* et le mit en opposition à *Xylem* (bois). Les mêmes régions sont nommées par de Bary : *Siebtheil* et *Gefässtheil*; par

Qu'il soit d'origine primaire ou secondaire, le tissu criblé comprend :

1° Des *tubes criblés* qui constituent l'élément essentiellement caractéristique de ce tissu ;

2° Des cellules parenchymateuses, accolées aux tubes criblés et procédant de la même cellule mère par un cloisonnement longitudinal. Ces cellules renferment aussi des substances albuminoïdes et on les désigne, à cause de leur communauté d'origine avec les tubes criblés, sous le nom de *cellules-compagnes* ;

3° Des cellules parenchymateuses au milieu desquelles sont répartis les éléments précédents. Elles sont allongées comme eux dans le sens longitudinal et forment la masse fondamentale du liber ; elles renferment surtout des grains d'amidon et constituent ce qu'on appelle le *parenchyme libérien* (liber mou) ;

4° Des cellules plus ou moins fortement sclérifiées : les unes courtes (*cellules scléreuses*), les autres allongées longitudinalement, fusiformes, à lumen étroit (*fibres libériennes*). Ces dernières sont fréquemment disposées en strates assez régulières et parfois appelées *liber dur* ;

5° Des *cellules cristalligènes* contenant des cristaux de forme variable d'oxalate de calcium.

Les tubes criblés, les cellules-compagnes et, en général, tous les éléments qui renferment les matières albuminoïdes destinées à la nutrition de la plante, représentent les *éléments histologiques essentiels du liber*. Le parenchyme libérien avec les éléments scléreux et les cellules à cristaux sont souvent considérés comme les *éléments accessoires*.

On peut enfin rencontrer dans le tissu criblé des *éléments accidentels* qui ne sont autre chose que des réservoirs sécréteurs (cellules sécrétrices, laticifères, canaux sécréteurs, etc.).

STRASBURGER : *Cribraltheil* et *Vasaltheil*. Enfin HABERLANDT, qui sépare du tissu criblé, au point de vue anatomo-physiologique, tous les éléments sclérifiés, emploie avec l'école de SCHWENDENER les expressions de *Leptom* et *Hadrom* qui s'appliquent au tissu conducteur criblé et vasculaire. La partie du tissu criblé exempte de fibres ou de cellules scléreuses (*Bastsclerenchym*, *Steinzellen*, etc.) est encore fréquemment appelée *Weichbast* (liber mou). Les éléments criblés primordiaux, différenciés directement aux dépens des cellules procambiales, et dont la période active est généralement très courte, sont appelées par STRASBURGER, *Cribralprimanen*; les mêmes éléments vasculaires sont les *Vasalprimanen*.

## CHAPITRE II.

## Partie criblée du liber. — Tubes criblés et leurs annexes.

### A. — Tubes criblés.

#### § 1. — Différenciation nacrée.

Le premier phénomène que l'on constate dans le développement d'un faisceau procambial d'une tige est l'apparition de cellules à parois nacrées, épaisses, très réfringentes. Cette différenciation précède presque toujours celle des éléments ligneux et il est bien exceptionnel, d'après Léger [61] d'observer une trachée avant la première cellule nacrée (1). Cette dernière apparaît d'une façon constante à la périphérie externe du faisceau.

Un élément procambial se revêt d'une couche épaisse et brillante sur la face interne de sa paroi longitudinale, puis la même transformation atteint d'autres éléments semblables qui se caractérisent ainsi de proche en proche vers l'intérieur. Tous restent isolés ou répartis en petits groupes au milieu du parenchyme voisin, qui ne subit en aucune façon cette spécialisation nacrée. Au fur et à mesure de l'apparition de nouveaux éléments vers l'intérieur, les anciens perdent progressivement leur revêtement, de telle sorte que, d'ordinaire, il n'existe simultanément qu'un petit nombre de cellules nettement caractérisées. (Voir fig. 6, 14).

Dans le cas des formations secondaires, la différenciation nacrée atteint son maximum à une certaine distance du cambium, parmi les éléments qui ont très récemment pris naissance; souvent dans les organes adultes, elle disparaît d'une façon plus ou moins complète.

Léger a montré que la différenciation nacrée est concomitante

(1) Les chiffres placés entre parenthèses indiquent le numéro d'ordre du travail cité dans l'Index bibliographique qui termine ce Mémoire.

avec la différenciation criblée et que ces phénomènes caractérisent d'une façon absolue tous les tubes criblés. Il reste à prouver cependant, que les cellules nacrées donnent naissance sans exception à ces derniers éléments.

C'est Lignier [63] qui, le premier, en 1890, insiste incidemment sur la forme nacrée de certains éléments du liber jeune. L'année suivante, P. Lesage [62] constate que le premier phénomène de différenciation dans le liber, est l'apparition d'une ou plusieurs cellules qui, sur des coupes traitées par l'eau de Javelle se distinguent :

1° Par leur aspect brillant, nacré ;

2° Par l'épaisseur relativement forte de la paroi ;

3° Par la coloration bleuâtre assez accentuée que prend cette paroi sous l'action du chlorure de calcium iodé, ce qui rend très facile l'examen de ces cellules.

L. J. Léger en 1895, désigne cette transformation particulière sous le nom de *différenciation nacrée*, et l'année suivante, il suit la marche de ce phénomène dans la tige d'un grand nombre de plantes. G. Chauveaud [14, 15, 17] publie vers la même époque des recherches analogues dans la racine des Monocotylédones ; c'est lui qui, le premier, affirme que l'apparition du revêtement nacré est caractéristique de l'élément criblé actif.

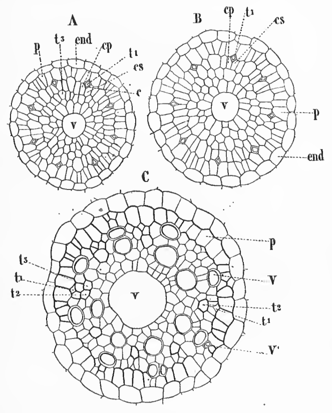
Quand la cellule qui doit évoluer en tube criblé primaire prend naissance, sa membrane est uniformément mince ; elle est de nature pecto-cellulosique (Léger) comme les parois des cellules parenchymateuses avoisinantes.

Cette membrane primitive du tube criblé s'épaissit ensuite plus ou moins rapidement et subit la modification nacrée dont la durée est très courte, mais correspond à la période de formation des cribles (Chauveaud). *Ce revêtement nacré est de nature cellulosique* avec une très faible quantité de matières pectiques (Léger) (1).

Cette phase de l'évolution des tubes criblés primaires est d'une importance toute particulière ; à ce moment en effet, la cloison transversale qui sépare les différents éléments constitutifs des tubes, présente ses pores ouverts et l'activité du tube criblé atteint

(1) Si l'on veut mettre en évidence les éléments nacrés, il faut traiter les coupes par l'hypochlorite de sodium, laver à l'eau légèrement acidulée par l'acide acétique et colorer par le brun Bismarck (Chauveaud) ou par une solution de Rouge Congo, suivie d'un lavage rapide dans une solution de potasse à 2 0/0 (Léger).

son plus haut degré d'intensité *(phase de différenciation maximum de* CHAUVEAUD*)*.




Fig, 1. — Racine de *Triticum sativum*. A. Etat très jeune: *c*, cloison récemment formée séparant le premier tube criblé $t_1$, de sa cellule sœur *cs*.— B. Etat un peu plus âgé, la coupe passe à un millimètre du sommet: le premier tube criblé *t*, se montre intercalé également entre la cellule procambiale *cp* et sa cellule sœur *cs* et sa paroi a acquis sa différenciation nacrée maximum. C. La coupe passe à plusieurs centimètres du sommet; le second tube criblé $t_2$ a acquis sa différenciation maximum: $t_2$, tube criblé résultant du dédoublement de la cellule mère du second tube criblé; *end*, endoderme ; *p*, péricycle; $v_1$, vaisseau procambial ; *v*, vaisseau d'origine péricyclique; *v*, vaisseau axile (d'après CHAUVEAUD).

Dans la racine des Monocotylédones, CHAUVEAUD [7] a montré que les tubes criblés possèdent leur maximum de différenciation à $1^{mm}$ environ du sommet de la stèle, (*t*, fig. 7). A partir de ce point les

cribles s'épaississent encore, mais les pores deviennent de moins en moins distincts et le tube s'allonge beaucoup en se rétrécissant d'une manière sensible. Pendant cet étirement, ses parois latérales s'amincissent un peu et perdent leur revêtement nacré ; à $2^{mm}$ du sommet, les parois ne se distinguent plus par aucun caractère de celles des éléments voisins. Il arrive fréquemment aussi que la paroi criblée transversale perd en même temps ses caractères spéciaux, et ne se distingue plus finalement des parois transversales parenchymateuses.

Quel est le mode d'apparition successive de ces tubes criblés primaires ?

Chez les Monocotylédones, Van Tieghem (1) fait dériver le faisceau libérien en entier d'une cellule pentagonale procambiale ; Klinge (2), en 1879, montre que la première cellule pentagonale reste toujours distincte à l'extérieur, tandis que vers l'intérieur se se trouve un tube criblé ; mais c'est à G. Chauveaud [18], que l'on doit l'histoire du développement des tubes criblés primaires dans la racine de ces plantes.

Dans le *Triticum sativum*, le cylindre central très jeune se distingue facilement de la partie corticale par la forme et la disposition de ses cellules. Il présente un vaisseau axile *(vaisseau médullaire)* différencié de très bonne heure, autour duquel on voit 4 assises concentriques de cellules polygonales, toutes semblables pendant un certain temps, et dont l'externe est le péricycle *p*. La différenciation qui aboutit à la constitution des premiers tubes criblés, s'accomplit de la manière suivante (3) :

Une cellule de l'assise sous péricyclique grandit puis se divise par une cloison *radiale* en deux cellules filles ; de ces deux cellules filles, l'une se modifie peu (*cp*, fig. 1, A et B) tandis que sa sœur grandit, puis se divise par une nouvelle cloison oblique, mais non radiale comme la précédente. Des deux cellules ainsi formées, l'une $t_1$, évolue rapidement en tube criblé qui acquiert une forme losangique tout à fait caractéristique ; l'autre reprend sensiblement la forme et le volume des cellules du parenchyme voisin. Le tube criblé losangique s'insinue par l'un de ses angles entre les

(1) Van Tieghem. — *Sur la symétrie de structure des plantes vasculaires.* Ann. Sc. nat. Bot., 5e s., t. XIV, 1871.

(2) Klinge. — Mémoires de l'Acad. des Sc. de Saint-Pétersbourg, t. XXVI, 1879.

(3) Chauveaud. — Ann. Sc. nat. Bot., 8e s., t. IV, 1897, p. 310.

deux cellules *cp* et *cs* et il est impossible de distinguer quelle est la cellule sœur du tube criblé. Le même phénomène s'accomplit simultanément en huit endroits différents et l'on voit ainsi huit tubes criblés analogues, également espacés, et semblablement disposés par rapport aux cellules voisines.

La disposition symétrique des deux cellules libériennes qui encadrent le premier tube criblé, est naturellement liée à la direction de la cloison qui divise la cellule-mère. Si cette cloison au lieu d'être oblique, disparaît tangentiellement, le tube criblé est superposé à sa cellule sœur qu'il est alors facile de distinguer.

Tel est le mode de formation du tube criblé externe que Chauveaud désigne sous le nom plus spécial de *premier tube criblé*. La cellule-sœur de ce dernier ne saurait être considérée comme une cellule-compagne et reprend les caractères des cellules parenchymateuses voisines ; les deux cellules libériennes contigües au tube criblé ne présentent jamais de ponctuations, ni d'épaississements de leur membrane.

En dedans de ces deux *cellules libériennes*, une cellule du méristème que rien ne désigne plus particulièrement, se différencie *directement* en un *second tube criblé* $t_2$, qui acquiert très vite la différenciation nacrée. Il est ordinairement de plus grande taille que le premier, et ses ponctuations criblées persistent longtemps, ce qui explique pourquoi, avant Chauveaud, on le considérait comme le premier élément criblé différencié dans la racine.

Il peut arriver que la cellule procambiale contigüe aux deux cellules libériennes, au lieu de se spécialiser directement, prenne une cloison ; il en résulte alors deux tubes criblés accolés et de moindre dimension. En résumé, le faisceau libérien de la racine du Blé se compose d'un *premier tube criblé* $t_1$, de deux cellules libériennes, *cp*, *cs* et d'un *second tube criblé* $t_2$.

Dans le *Caulinia fragilis*, la première cloison qui apparaît dans la cellule sous-péricyclique, au lieu d'être inclinée à 45°, est dirigée dans le sens tangentiel. Le premier tube criblé qui résulte de cette division, est alors de forme pentagonale au lieu d'être losangique comme chez le *Triticum*. A sa face interne, se trouve accolée sa cellule sœur. Le développement du faisceau au point de vue des tubes criblés, s'arrête là ; il est ainsi réduit à ce premier tube criblé pentagonal, et à sa cellule-sœur rectangulaire, qui est située en dedans de lui. C'est pour cette raison que l'on peut facile-

ment, même sur une racine âgée, constater la présence de ce seul tube dont le diamètre n'a pas diminué.

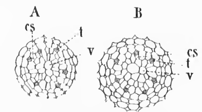



Fig. 2. — Racine de *Caulinia fragilis*. — A, état très jeune ; B, état un peu plus avancé. Mêmes lettres que précédemment (d'après CHAUVEAUD).

Le *Pinanga latisecta* (Triglochinées) possède un premier tube criblé issu du cloisonnement de sa cellule-mère, dont la différenciation maximum se manifeste dans la région où la coiffe est réduite à une épaisseur de cellule.

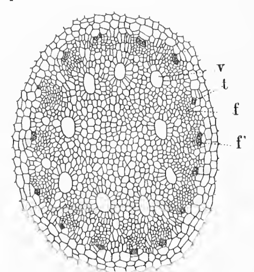



Fig. 3. — Racine de *Pinanga latisecta*. — *f*, faisceau libérien étroit n'ayant qu'un seul tube criblé étroit au contact du péricycle ; *f*, faisceau libérien large ayant plusieurs tubes criblés accolés au péricycle (d'apr. CHAUVEAUD).

Tantôt il n'y a qu'un seul premier tube criblé par faisceau, tantôt deux, parfois même trois, accolés l'un à l'autre ou bien séparés par une cellule libérienne (fig. 3). En dedans du premier

tube criblé, les cellules subissent par voie centripète une différenciation qui aboutit à la formation de cinq à huit tubes criblés. A l'état adulte, le faisceau libérien présente un aspect cunéiforme à pointe interne, et il est entouré par le conjonctif qui se sclérifie.

Enfin, dans l'*Hydrocharis Morsus-ranæ*, le développement des premiers tubes criblés est successif et non plus simultané comme c'est le cas général. Les trois premiers tubes de forme losangique apparaissent l'un après l'autre (fig. 4, A, B); ensuite, de part et d'autre de chacun de ces éléments, se différencie ultérieurement. un autre tube criblé, ce qui porte à neuf le nombre de ces cellules nacrées au contact du péricycle. Plus tard, de nouveaux tubes prennent naissance dans le conjonctif, et parmi ces tubes criblés médullaires, il en est un plus large que les autres et qui occupe d'ordinaire l'axe de la moelle.

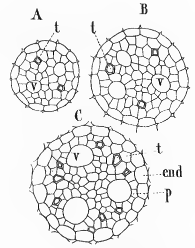



Fig. 4. — Racine de l'*Hydrocharis Morsus-ranæ* à des âges différents : A, deux tubes criblés seulement sont différenciés ; B, trois tubes criblés ; C, un plus grand nombre de tubes criblés sont différenciés (d'après Chauveaud).

Les phénomènes de différenciation nacrée dans les racines des Dicotylédones sont tout à fait comparables. Aucun travail d'ensemble n'existe encore sur les plantes de cet embranchement. Nous pouvons néanmoins citer quelques exemples, grâce à la complaisance de M. Chauveaud, qui a bien voulu nous confier quelques microphotographies extraites d'un travail qui sera publié prochainement.

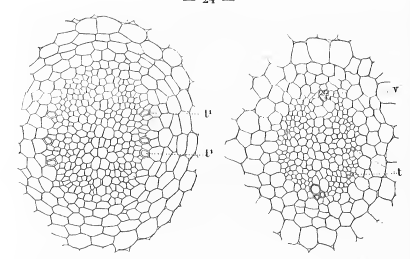



Fig. 5. — Coupes dans une racine très jeune des *Vitis rupestris*. A, état très jeune ; *t*, tubes nacrés ; B, état un peu plus âgé, les premières trachées on pris naissance (d'après des microphotographies inédites de CHAUVEAUD).

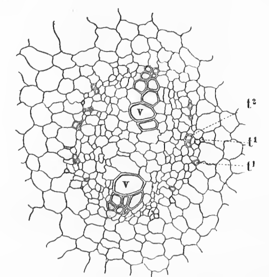



Fig. 6. — Racine de *Vitis rupestris*, *cne* premiers tubes criblés écrasés ; *cna* cellules nacrées actives ; *v*, vaisseaux ; on voit quelques premières cloisons cambiales (les cellules sont contractées par l'alcool) (d'après CHAUVEAUD).

Dans les *Vitis*, les tubes criblés apparaissent avant toute différenciation vasculaire. La racine est binaire : en deux régions symé-

triques, prennent naissance au contact du péricycle trois cellules nacrées très nettes (*t*, fig. 5, A). Ces premiers tubes criblés perdent rapidement leur revêtement nacré pendant qu'une deuxième rangée d'éléments nouveaux se spécialise plus intérieurement dans le tissu procambial et que les premiers vaisseaux font leur apparition (*v*, fig. 5, B).

Un peu plus tard, les premiers tubes criblés s'atrophient par écrasement (*cne* fig. 6); plusieurs tubes criblés plus internes ont dès lors atteint leur phase de différenciation maximum, et les premiers cloisonnements cambiaux se manifestent nettement. Tous ces tubes criblés primaires se différencient directement d'une cellule cambiale et n'ont pas de cellules-compagnes.

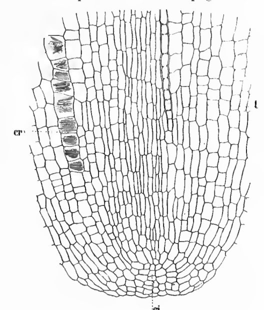



Fig. 7.— Coupe longitudinale de la racine d'une jeune plantule de *Vitis rupestris*. *ci*, cellules initiales ; *r*, raphides prenant naissance dans l'écorce dans des cellules hypertrophiées ; *t*, premier tube criblé (d'après Chauveaud).

La fig. 7 représente une coupe longitudinale passant par le méristème sub-terminal d'une jeune racine de *Vitis*. Elle montre que le revêtement nacré apparaît dans les futurs tubes criblés à une distance extrêmement faible des cellules initiales, et que la phase de différenciation maximum ne s'étend que sur un court espace.

Elle commence, en effet, à s'atténuer rapidement et ne comprend guère qu'une douzaine d'éléments de ce *premier tube criblé* (fig. 7). Il est facile de s'assurer que cette phase correspond aussi au maximum d'activité du tube ; c'est, en effet, sur ce parcours restreint que les perforations des cribles sont le plus visibles et que le plasma est le plus abondant.

Les observations personnelles que nous avons pu faire sur des racines d'*Helianthus annuus*, *Ricinus communis*, *Gentiana pneumonanthe*, *lutea*, offrent des résultats qui, dans leur ensemble, sont sensiblement analogues. Dans la racine de *Gentiana lutea*, par exemple, les premiers tubes criblés apparaissent au contact du péricycle, en deux régions diamétralement opposées. Un certain nombre de cloisonnements procambiaux continuent à se produire et donnent naissance, par différenciation directe, à de nouvelles cellules nacrées souvent accolées; c'est alors qu'apparaissent les premiers vaisseaux, toujours situés profondément vers le centre et non adossés directement au péricycle (fig. 8).

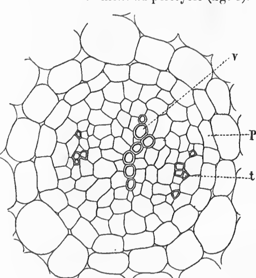



Fig. 8. — Racine d'une jeune plantule de *Gentiana lutea* (fig. originale).

La phase de différenciation nacrée des éléments criblés a été étudiée avec soin dans la tige des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires par L.-J. Léger, auquel nous empruntons les observations qui vont suivre.

Chez les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes, il est établi depuis longtemps que les tubes criblés naissent de la différenciation directe, sans cloisonnement, d'une cellule procambiale ou cambiale. Il en est assez fréquemment de même chez certaines Angiospermes, car il n'est pas rare d'y rencontrer simultanément dans la même plante les deux modes de formation direct, et indirect.

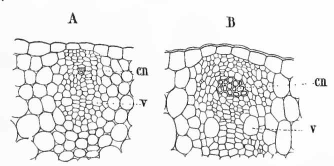



Fig. 9. — Coupe de la base de la feuille de *Carex vulpina* à des états très jeunes: *cn*, cellules nacrées ; v, vaisseaux (d'après Léger).

Dans les Cypéracées et les Graminées, les éléments nacrés des faisceaux de la tige et des feuilles, sont réunis en un îlot compact dans lequel le revêtement nacré garnit tous les tubes contigus, ne laissant jamais entre eux aucune cellule-compagne.

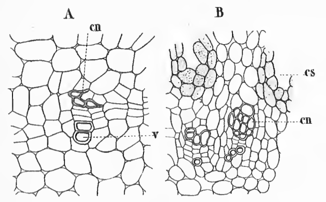



Fig. 10. — A. *Gnetum Gnemon*, état très jeune montrant l'apparition précoce du cambium, et l'aplatissement des premiers tubes nacrés *cn*. B. *Pinus nigra*, les cellules nacrés *cn* forment un îlot compact.

Chez les Gymnospermes, le *Gnetum* offre un cloisonnement

cambial très précoce qui suit de très près l'apparition de la première cellule nacrée. La période active de cette dernière est extrêmement courte : elle s'écrase puis s'atrophie rapidement (fig. 10, A).

Dans les *Pinus,* contrairement à la règle générale, la différenciation ligneuse précède celle du liber. Les tubes nacrés se caractérisent successivement au contact les uns des autres, formant un groupe compact, sans interposition d'autres éléments.

Les cellules nacrées, comme les cellules parenchymateuses du liber secondaire des Gymnospermes, dérivent directement de la zone cambiale ; dans le cas où elles subissent un nouveau cloisonnement longitudinal postérieur, le même élément ne fournit pas à la fois une cellule nacrée et une cellule parenchymateuse.

Chez les Fougères, le mode de formation des cellules nacrées demande quelque explication. Ces cellules se montrent avec beaucoup de netteté, entre les pôles ligneux sur le bord des faisceaux de la tige.

Une coupe transversale près du sommet végétatif de *Pteris aquilina*, montre des faisceaux procambiaux à section oblongue et assez peu distincts extérieurement du conjonctif général. Les tubes criblés apparaissent avant le bois ; ils se répartissent sur toute la périphérie du massif procambial, sans adjonction de cellules-compagnes. On trouve,en dehors d'eux,une faible couche de deux ou trois éléments de petit diamètre, qui ne se délimitent pas nettement du conjonctif voisin.

Les cellules nacrées ne se différencient généralement pas aux dépens de cette couche (*assise péricambiale* de Léger) : cependant, pour quelques éléments, le contraire peut arriver (fig. 11, A). Léger (1) démontre que cette couche péricambiale subit des modifications avec la croissance de la plante et donne naissance aux deux assises externes du faisceau, considérées jusqu'alors comme le péricycle et l'endoderme. On ne saurait donc conserver ces dénominations pour les faisceaux des Fougères, puisque ces assises ont toutes deux la même origine fasciculaire (fig. 11, B).

Pendant les phénomènes de délimitation du faisceau conducteur qui résultent des transformations subies par les assises externes, les éléments nacrés primordiaux *(cribralprimanen* de Strasburger) demeurent de petite taille. Ils disparaissent pour la plupart par

(1) Loc. cit., [61] p. 165-166.

atrophie, sans laisser parfois de trace ultérieure de leur existence; leur paroi finit par se confondre avec celles des éléments contigüs. C'est alors qu'il apparaît plus intérieurement, vers la lame ligneuse, de nouveaux tubes nacrés (*t*, fig. 11, B) qui ne fixent plus le Rouge-Congo avec autant d'intensité que les premiers.

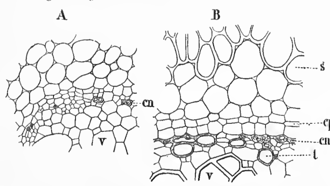



Fig. 11. — Coupe dans le rhizome très jeune de *Pteris aquilina*. A, *cn* cellules nacrées; *v.*, vaisseaux; B, état un peu plus âgé : *cp*, couche péricambiale; *cn* cellules nacrées en voie d'écrasement; *t*, tubes criblés plus internes (d'après Léger).

La différenciation nacrée chez l'*Equisetum* est, d'ordinaire, un peu postérieure à celle du bois.

On sait que les premiers vaisseaux ligneux se détruisent assez rapidement et forment une *lacune antérieure* dans le faisceau ; à ce moment, les premiers éléments nacrés s'atténuent progressivement, et de chaque côté de l'îlot qu'ils forment, il se différencie de nouveaux vaisseaux.

Le genre *Selaginella* offre de très beaux exemples de cellules nacrées. Elles prennent naissance, en même temps que le bois, sur toute la périphérie du faisceau, et se trouvent en contact avec l'assise de bordure sur laquelle s'insèrent les tractus périphériques du faisceau (fig. 12, B). Des éléments nacrés se spécialisent aussi en face des pôles ligneux ; ils sont toujours reconnaissables quoique moins bien caractérisés chez l'adulte, et s'étendent sur tout le pourtour du faisceau en une bande mince composée d'une seule assise.

Ce mode de différenciation directe du tube criblé aux dépens d'un élément procambial se rencontre aussi parfois chez les Angiospermes; mais il est accompagné du mode indirect, c'est-à-dire d'un cloisonnement ultérieur.

Les recloisonnements procambiaux sont souvent encore très actifs quand apparaît la cellule nacrée primordiale ; il est bien difficile alors de savoir si elle provient d'un élément procambial tout entier ou d'un segment de cet élément. En tous cas, très généralement, la cellule voisine de l'élément nacré ne saurait être considérée comme cellule-compagne ; elle reprend la forme des cellules parenchymateuses. De pareilles cellules se présentent fréquemment chez les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires, et ne sont pas rares dans les éléments nacrés primordiaux des faisceaux libériens procambiaux des Angiospermes *(cribralprimanen)*.

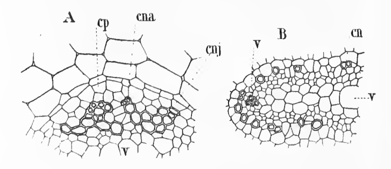



Fig. 12. — A, Faisceau très jeune de *Polypodium vulgare* : *cna*, cellules nacrées actives ; *cnj*, cellules nacrées jeunes ; *cp*, couche péricambiale ; B, faisceau de *Selaginella Lobbii* : *v*, vaisseaux, *cn* cellules nacrées.

Une coupe d'une très jeune tige de Vigne montre que le premier phénomène de spécialisation dans le cylindre central, c'est l'apparition de quatre tubes criblés, dont la phase de différenciation maximum précède de beaucoup la formation du premier vaisseau.

Ces quatre cellules nacrées symétriquement disposées (A, fig. 13), indiquent la disposition future des faisceaux libéroligneux ; quelques recloisonnements procambiaux donnent ensuite naissance par voie directe à des tubes criblés, parfois accolés ou séparés par une ou plusieurs cellules de parenchyme. Les premières cellules vasculaires se lignifient, donnent quelques trachées, et l'on voit apparaître rapidement les premières divisions qui précisent la région cambiale. En B, fig. 13, on voit un jeune faisceau de la même tige qui a fourni le dessin figuré en A, les premiers cloi-

sonnements cambiaux sont nettement indiqués (1). Il est facile de se rendre compte ici, que le développement des premiers tubes criblés primaires est toujours direct, sans formation de cellules-compagnes véritables, car on ne saurait considérer comme telles, les éléments issus de la division des cellules procambiales, et qui ne tardent pas à reprendre les caractères de véritables cellules parenchymateuses.

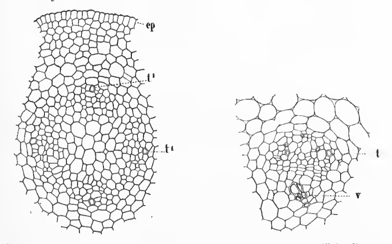



Fig. 13. — A. Méristème terminal de la tige de Vigne; B, faisceau libéro-ligneux provenant de la même tige, au début des formations secondaires.

Mais la difficulté d'interprétation disparaît si l'on s'adresse aux tissus provenant du fonctionnement régulier d'un cambium. Les cellules nacrées peuvent avoir ainsi une double origine : les unes *cn*, proviennent de cellules cambiales transformées toutes entières (A, fig. 14), les autres $cn_2$ sont issues du cloisonnement d'une cellule cambiale qui a donné une cellule plus petite (cellule-compagne) et un tube nacré.

Dans les fig. B et C, on voit qu'il s'est effectué deux cloisonnements successifs, d'où la formation de deux cellules-compagnes, et, dans ce cas, le *revêtement nacré du tube criblé n'apparaît qu'une fois les divisions accomplies.* Le nombre des cloisonne-

(1) Ces deux dessins comme ceux des figures 5, 6, 7, sont des reproductions exactes des microphotographies que M. Chauveaud a mises très obligeamment à notre disposition; nous sommes heureux de lui renouveler ici toute notre gratitude.

ments, bien que toujours peu élevé, n'est pas fixe ; de plus, le sens de ces cloisons est variable non seulement pour une même plante, mais parfois pour un même faisceau.

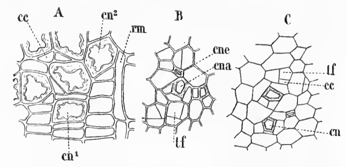



Fig. 14. — A. Liber secondaire de *Magnolia macrophylla ;* B, liber de la tige de *Scrofularia nodosa ;* C, liber sec. de la tige d'*Asclepias curassavica* ; *rm*, cellule de rayon médullaire ; *cne*, élément nacré écrasé ; *cc*, cellules compagnes ; *tf*, élément devant donner une cellule nacrée (tube criblé futur), d'après Léger.

Quand les cellules cambiales sont allongées dans le sens tangentiel, il apparaît souvent deux parois radiales, puis un cloisonnement de la cellule-fille médiane qui sépare le tube criblé (A, fig. 15). La complication résultant des cloisonnements de la cellule cambiale peut être plus grande encore, comme on le voit en B, fig. 15. il arrive assez fréquemment que les cellules-filles grandissent et acquièrent un volume sensiblement égal à celui des cellules parenchymateuses voisines.

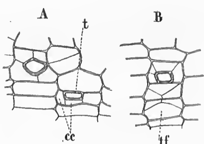



Fig. 15. — Liber secondaire de la tige d'*Heliotropium peruvianum. cc*, cellules compagnes ; *t*, tube criblé à sa phase de différenciation mrximum ; *tf*, tube criblé non encore spécialisé (d'après Léger).

Beaucoup de Gamopétales (Lythracées, Apocynacées, Solanacées, Gentianacées, etc.), et quelques familles de l'ordre des

Dialypétales montrent au contraire, des éléments parenchymateux très larges, tandis que les cellules-mères des éléments nacrés se recloisonnent plusieurs fois sans augmenter de volume.

Les petites cellules qui résultent de ces divisions forment un îlot au milieu duquel apparaissent plusieurs tubes criblés souvent accolés les uns aux autres (fig. 15 et 16).

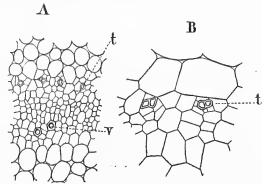



Fig. 16. — A. Tige de *Lythrum Salicaria;* B. Tige de *Solanum tuberosum* (d'après LÉGER).

Il arrive parfois que toutes les cellules dérivant d'un même élément acquièrent la différenciation nacrée.

Le nombre et la répartition des tubes criblés dans les faisceaux sont très variables; ils peuvent être isolés dans le parenchyme libérien ou réunis par petits fascicules très nets.

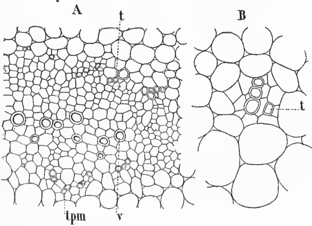



Fig. 17.— Tige de *Gentiana pneumonanthe*. A, anneau libéro-ligneux : *t*, tubes criblés libériens; *tpm*, tubes criblés périmédullaires. B, fascicule criblé de la moelle : *t*, tubes criblés (fig. originale).

Dans les plantes présentant du tissu criblé en dehors de la région libérienne normale, la différenciation nacrée n'offre rien de particulier; elle permet d'affirmer la présence des éléments criblés dans les cas douteux, et, sur ce point, des recherches d'ensemble sont encore nécessaires.

Dans les Gentianacées, les îlots criblés périmédullaires sont contemporains des fascicules semblables du liber (1).

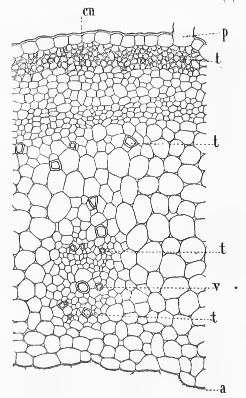



Fig. 18. — **Jeune tige de *Cucurbita maxima*, *t*, tubes criblés possédant chacun une cellule-compagne; *cn*, cellule nacrée dans le collenchyme hypodermique ; *v*, vaisseaux primaires ; *p*, base d'un poil ; *a*, paroi bordant la lacune centrale de la tige fistuleuse (fig. originale).**

Les tubes criblés médullaires qui apparaissent, dans les foyers de multiplication cellulaire de la moelle, se différencient de même d'une façon tout à fait analogue.

(1) E. Perrot — Anatomie comparée des Gentianacées. Ann. Sc. nat. Bot., 8e s., t. VII, 1899.

Dans le *Cucurbita maxima*, les tubes nacrés se montrent répartis dans tous les parenchymes ; il est facile de les caractériser dans une tige déjà suffisamment avancée en âge. On en rencontre dans le collenchyme sous-épidermique, dans le parenchyme cortical, et dans les deux faisceaux libériens externe et interne (fig. 18).

La caractérisation nacrée est toujours de peu de durée, et cette existence éphémère a souvent conduit à des interprétations anatomiques fausses.

Léger a montré que dans bien des cas. certains éléments d'apparence extra-fasciculaire dans les plantes âgées, appartiennent en réalité au liber. L'étude du développement ne permet aucun doute à ce sujet; chez beaucoup de plantes, les îlots de fibres mécaniques qui coiffent le faisceau sont d'origine libérienne et non péricyclique, car dans la plante très jeune, le tissu de cette région renfermait des éléments criblés.

Les tubes nacrés disparaissent par atrophie ou écrasement ; ce fait est très fréquent pour le liber primaire. Parfois ils perdent peu à peu leur revêtement ; ils restent vivants et peuvent acquérir une différenciation ultérieure. Souvent aussi l'élément reprend petit à petit le caractère parenchymateux qu'il avait au début, et la paroi criblée perd elle-même sa spécialisation, de telle sorte que finalement, rien ne distingue plus le tube criblé des cellules voisines.

### § 2. — Développement de la paroi criblée.

Pendant que s'opère le dépôt des couches nacrées de nature cellulosique sur les parois longitudinales des éléments constitutifs des tubes criblés, la paroi transversale subit des transformations particulières qui l'ont fait désigner sous le nom de plaque criblée *(Siebplatte)*, ou de plage criblée dans certains cas.

Wilhelm considérait la cloison destinée à devenir un crible comme complètement lisse et formée uniquement de cellulose ; de Janczewski accepte plus tard cette manière de voir.

Pour ces deux auteurs, la membrane cellulosique primitive se couvre de petits mamelons réfringents, symétriquement placés de chaque côté de la membrane. Ces amas grossissent rapidement et se rapprochent ainsi les uns des autres ; ils se colorent en brun par le chloroiodure de zinc. C'est alors que ces mamelons calleux se dissolvent, abandonnant un réseau cellulosique qui se perfore précisément aux endroits qu'ils occupaient, ce qui montre que ces mamelons proviennent d'une modification locale de la cellulose.

Russow, au contraire, conclut tout différemment : « La portion de membrane qui doit se transformer en un crible, *est déjà ponctuée avant l'apparition du cal ;* la substance calleuse se sépare dans les petites dépressions, mais non par la transformation de la cellulose, comme Wilhelm l'a affirmé avec quelques réserves et de Janczewski avec une entière certitude. »

En effet, la membrane ne saurait donner naissance au cal, puisque, dans certaines plantes, ce dernier peut acquérir un volume dépassant plus de cent fois celui du crible, sans qu'il soit possible de constater une diminution sensible dans l'épaisseur de celui-ci.

Le cal se dépose sous la forme de deux petites cuvettes symétriques de chaque côté de la ponctuation primitive du crible, mais Russow n'a jamais pu constater la dissolution de la lame cellulosique mitoyenne, ni la formation de filaments connectifs traversant les cribles.

Après avoir critiqué les opinions de ses prédécesseurs, Lecomte tire de ses observations les conclusions suivantes :

1° La cloison destinée à devenir un crible n'est pas primitivement homogène. La cellulose ne se forme que suivant des bandes entrecroisées, circonscrivant des mailles plus perméables que la cellulose et qui pourront se transformer en ponctuations.

2° Le cal est dû au développement exagéré de la mince couche membraneuse qui recouvre les filaments de cellulose.

L.-J. Léger a récemment donné les réactions microchimiques de la paroi criblée *dépourvue de tout cal*, en utilisant les réactifs indiqués par Mangin (1), dans ses importantes recherches sur la constitution des parois cellulaires.

Les colorants acides ne se fixent pas sur la paroi criblée, tandis que la *vésuvine,* le *bleu Victoria*, la *fuchsine,* le *violet Dahlia*, le *bleu de naphtylène*, la *safranine*, la *phénosafranine* la colorent plus ou moins fortement.

L'*acide rosolique*, qui est considéré comme un colorant de la callose, ne se fixe pas sur la paroi criblée, tandis que les bleus d'aniline, dont l'un fut indiqué par Russow comme colorant du cal, la teignent énergiquement. On sait que ces matières colorantes, à l'état de chlorhydrate, rentrent dans la série des colorants des matières pectiques.

(1) L. Mangin. — *Etude historique et critique sur la présence des composés pectiques dans les tissus des végétaux.* Journal de Bot., t. V, 1891.

Les cribles ne sont pas ou sont à peine teintés par l'action de l'*acide phosphorique iodé*, alors que les parois parenchymateuses voisines sont nettement bleues.

Le *réactif de Schweizer* ne dissout pas les parois criblées, qui résistent aussi à une macération prolongée dans les solutions concentrées de *chlorure de zinc, chlorure de calcium* et d'*azotate d'argent* à 1 0/0 qui dissolvent la callose. L'ensemble des caractères microchimiques permet à Léger de dire que « *la paroi criblée dépouillée de tout cal, n'est ni cellulosique, ni calleuse, et qu'elle doit être considérée comme appartenant au groupe pectique*.

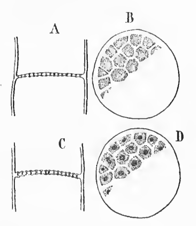



Fig. 19. — Premiers états successifs de développement du crible de *Cucurbita maxima*. A, B, même état vu de face et en coupe; C, D, idem (d'après Lecomte).

En ajoutant ce résultat aux observations de Lecomte, on peut conclure que la cloison primordiale de la plaque criblée est tout d'abord de nature azotée (Lecomte) ou de nature pectique (Léger). Puis elle s'incruste de cellulose suivant des lignes sinueuses, plus ou moins larges, qui forment un réticulum circonscrivant des mailles, dans lesquelles il ne se produit aucune transformation immédiate (B, fig. 19). La membrane reste continue, mais de nature chimique hétérogène, et son épaisseur maxima n'est autre que celle de la bande cellulosique. Les dépressions se correspondent deux à deux de chaque côté de la membrane, mais cette dernière n'est pas perforée. Ces particularités sont faciles à constater par

l'emploi des réactifs, et surtout au moyen du *chlorure de calcium iodé* et du *bichlorure d'étain iodé*.

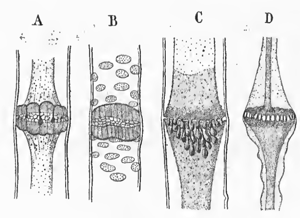



Fig. 20. — A. plaque criblée de *Cuc. maxima* avec cal : le réseau cellulosique est vu par transparence, des bandes de protoplasme traversent les stries. B, même apparence, pas de boutons muqueux, mais des cribles latéraux sur la paroi du tube criblé. C, volumineux amas d'albumine accolé à la face supérieure du crible ; celui-ci est traversé par des boutons muqueux d'une grande longueur. D, contenus appartenant à deux éléments consécutifs de tube criblé de la tige de *Cucurbita Pepo*, après l'action de l'acide sulfurique. Les filaments muqueux sont bien conservés ; quant à la vacuole interne, elle est fortement contractée surtout dans la partie supérieure de la figure et on la voit par transparence emprisonnée par la couche de protoplasma pariétal (Lecomte).

A un état un peu plus avancé, les régions non cellulosiques de la cloison se gonflent et font saillie sur chacune des faces ; le *bleu d'aniline* leur communique alors une coloration de plus en plus intense et qui s'accentue du centre à la périphérie de la maille (C, fig. 19). Le contenu des deux tubes paraît alors réuni par cette bande bleue qui envahit le *bouchon* de proche en proche et finit par le remplacer presque complètement. On peut aisément mettre en évidence les filaments muqueux qui traversent le crible, en dissolvant celui-ci par l'acide sulfurique (D, fig. 20). Il est facile de voir que la communication est alors largement ouverte entre les deux éléments superposés. Mais il faut bien remarquer, comme le dit Lecomte, que l'on peut observer les filaments muqueux et les gouttelettes qui traversent les mailles de cribles, même dans le cas où ces mailles sont encore occupées par une membrane extrêmement ténue formée d'une substance très perméable. Chez le

*Cucurbita melanosperma* (B, fig. 21), il a cru voir subsister une membrane extraordinairement délicate, ne se colorant pas comme la cellulose, et occupant les mailles des cribles. La figure 20 représente différents états de cribles provenant de la Courge.

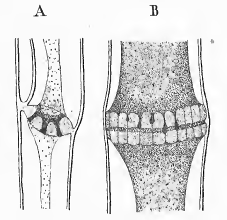



Fig. 21. — A, cal de *Cuc. Pepo* avec plusieurs ouvertures en entonnoir, B, cal de *Cuc. melanosperma* (d'après Lecomte).

Chez l'*Impatiens japonica*, la cloison criblée est beaucoup moins large que dans le *Cucurbita maxima*; les ponctuations plus fines et plus rapprochées, sont obstruées par une substance spéciale différente de la cellulose, mais en continuité avec la cellulose du réseau circonscrivant les mailles. Il semble qu'ici la substance primitive des bouchons n'est pas remplacée totalement par celle qui passe d'un élément à l'autre. Cette structure rappelle celle de la paroi criblée des Gymnospermes, dont les mailles ne sont jamais perforées.

On peut admettre avec beaucoup de vraisemblance, que l'*Impatiens* n'est pas la seule plante présentant cette particularité, et qu'il en est de même chez beaucoup d'Angiospermes. Chez beaucoup de ces dernières, en effet, les ponctuations sont extrêmement fines et après la dissolution de la membrane par l'acide sulfurique, il est impossible d'apercevoir les filaments muqueux si visibles dans les *Cucurbita*.

Quelle que soit la structure du crible, le contenu de deux éléments contigus ne tarde pas à diffuser à travers les mailles du réseau criblé. Ce courant est d'abord osmotique, mais il ne tarde pas à se former une sorte de canal très fin dont la présence est

attestée par les filaments muqueux (fig. 20, 21). La cheminée de ce canal s'élargit peu à peu, permettant la traversée facile du liquide épais des tubes et peut-être aussi la pénétration du protoplasma pariétal d'un élément dans l'autre; tel est le cas de la Courge.

Il est probable que chez les autres plantes dont le crible ne présente pas de pores, les mailles sont simplement des endroits privilégiés, dont la substance constitutive offre aux échanges un terrain plus favorable que les autres parties de la membrane.

Les notions actuellement connues sur la nature primitive des parois cellulaires et sur leurs relations réciproques, sont en parfaite conformité avec cette manière de voir de Lecomte. En particulier, la formation des cribles devient une simple exagération de ce qui existe chez la plupart des cellules de parenchyme. On sait en effet, d'après Baranetski (1), que les communications entre les cellules se font généralement au moyen de ponctuations formées

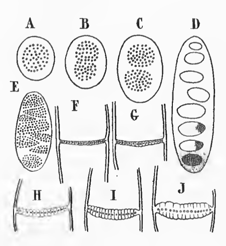



Fig. 22. — A, B, C, D, états successifs demi-schématiques d'un crible de *Vitis* se transformant en une plaque criblée. E, plaque cribtée de *Carya juglandifolia*. F, G, H, I, J, états successifs de développement de la plaque criblée chez le *Rubus idæus* (d'après Lecomte).

de filaments entrecroisés de cellulose limitant des mailles de dimension variable. C'est ce qui se passe chez les Gymnospermes ;

(1) Baranetski. — Epaississement des parois des éléments parenchymateux. Ann. sc. nat. Bot., 7e s., t. IV, 1886.

il n'y a de différence pour la structure des tubes criblés, que dans la superposition de leurs éléments en files longitudinales.

*Plages criblées.* — Chez les *Cucurbita*, le crible est à peu près horizontal et s'étend uniformément sur toute la surface de la cloison. Il n'en est pas toujours de même. Pour la plupart des végétaux, les éléments criblés primaires très jeunes présentent seuls ce mode de développement; puis, peu à peu, ces cloisons pourvues d'un seul îlot de mailles (A, fig. 22), deviennent inclinées et s'allongent. En même temps, l'îlot se fragmente, la cloison plus ou moins inclinée finit par contenir de deux à dix ou douze petits cribles (B, C, D, fig. 22), en devenant une véritable plage criblée (Voir fig. 32, 37, 39).

Voici comment Lecomte explique cette transformation : « Sous l'effet de la tension qui s'exerce suivant une direction déterminée, la cloison primitive s'incline, s'allonge et se transforme en une sorte d'ellipse très allongée. Les parties les moins résistantes de cette membrane, c'est-à-dire les mailles circonscrites par les cor-

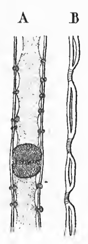



Fig. 23. — A, tube criblé de *Cuc. maxima* avec petits cals latéraux. B, cloison longitudinale très grossie d'un tube de *Cuc. melanosperma* avec cribles latéraux (d'après Lecomte).

dons cellulosiques, doivent nécessairement participer à cette extension pour une plus large part que le reste de la cloison. De nouvelles bandes de cellulose se forment qui découpent chacune

de ces mailles ; les plus larges et les plus serrées d'entre elles forment des bandes compactes de cellulose le plus souvent perpendiculaires au grand axe de la cloison et séparent les ilots nouvellement formés. Ceci explique donc à la fois et la formation des bandes transversales de cellulose, et la multiplication des mailles, et la forme polygonale de ces mailles ».

*Cribles sur les parois longitudinales des tubes.* — On voit fréquemment sur les parois longitudinales situées entre les tubes criblés et les cellules-compagnes, de petits cribles constitués comme ceux des parois transversales (fig. 23 ; B, fig. 20). Les mailles cellulosiques sont extrêmement fines, et dans celles-ci l'on observe des bouchons calleux dont l'étude est fort délicate. Il paraît impossible d'affirmer si ces plaques criblées possèdent de véritables perforations. Ce ne sont peut-être que de simples communications protoplasmiques, un peu mieux différenciées que celles qui existent entre les cellules des parenchymes de beaucoup de plantes.

*Anastomoses entre les tubes criblés.* — Wilhelm a signalé le premier la présence de files de cellules à parois transversales criblées, reliant entre eux les îlots libériens à travers les rayons médullaires de la Vigne. Russow a observé des anastomoses analogues dans le *Quercus pedunculata* ; Lecomte les a retrouvées dans les *Vitis*.

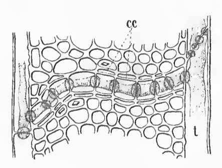



Fig. 24.— Anastomose par une série de *cellules criblées* entre deux îlots libériens de *Vitis cebennensis* (d'après Lecomte).

Elles sont composées d'éléments de la longueur des cellules du parenchyme environnant, munies de ponctuations criblées ne différant en rien de celles des tubes qu'elles réunissent. Comme ces

derniers aussi, les éléments criblés de ces anastomes possèdent une ou deux cellules compagnes, découpées très visiblement dans la cellule-mère.

Tout ce qui vient d'être dit sur les tubes criblés se rapporte aux Angiospermes. La structure de ces éléments chez les Gymnospermes est un peu différente et mérite une description spéciale. Th. Hartig avait nié leur existence ; c'est H. v. Mohl [71] qui les découvrit et montra leur alternance avec les couches de fibres et de parenchyme chez les Taxinées et Cupressinées. Schacht [86] les décrit comme des tubes fusiformes munis de cribles sur leurs parois radiales, mais pas plus que Frank [30] dans la suite, il ne sut trouver ces tubes chez le *Taxus*. Dippel [21] démontra que ces éléments criblés sont terminés par des cloisons obliques, également pourvues de cribles comme les parois radiales.

De Bary [4] remarque ensuite que les tubes criblés des Gymnospermes ne contiennent qu'un liquide aqueux ; il pense que leurs cribles sont véritablement perforés et qu'il ne se forme jamais de cal. De Janczewski précise les données précédentes et conclut ainsi :

1° Les tubes cribreux des Gymnospermes ont la forme de prismes plus ou moins rectangulaires, terminés en biseau ;

2° Leurs parois tangentielles sont totalement dépourvues de cal, tandis que souvent les parois radiales en sont plus ou moins recouvertes ; les cloisons transversales obliques possèdent des cribles si rapprochés les uns des autres, que la membrane séparatrice n'est plus représentée que par des bandes transversales formant un réseau ; les cribles des tubes bien développés sont perforés comme ceux des Angiospermes ;

4° Les tubes criblés des Gymnospermes se développent directement aux dépens de la cellule cambiale sans formation de cellules-compagnes ou cambiformes ;

5° Les cribles dérivent des pores qui garnissent la paroi des cellules cambiales, par transformation de la membrane du pore, qui se gonfle en substance calleuse et englobe le jeune crible de toutes parts ; le cal se dissout ensuite mettant à nu le crible dès lors perforé.

Russow rectifie quelques assertions de de Janczewski. Il montre

que les cribles sont identiques chez toutes les Conifères et que leur structure est plus compliquée que ne se l'étaient imaginé les auteurs précédents.

Le crible est partagé, comme l'avait vu DE BARY (1), par des bandelettes relativement épaisses, de dimension variable, en un certain nombre de petits champs. Ces derniers sont de forme irrégulière et perforés chacun de trois à six petits pores très fins, de diamètre différent, et disposés le plus souvent en un cercle.

Dans la fig. 77 de DE BARY, les champs criblés sont marqués par des points. Il suffirait, dans cette figure, de mettre un réseau irrégulier jusqu'au bord de la plage, pour avoir une idée de l'aspect que présente la ponctuation criblée des Abiétinées.

Dans toute l'étendue du crible d'un jeune tube bien développé, la paroi radiale paraît traversée de chaque côté par des bâtonnets rouge-brun, renflés en tête et enfoncés dans l'épaisseur de cette paroi, jusqu'à une nodosité centrale arrondie ou lenticulaire.

RUSSOW, contrairement à l'opinion de DE JANCZEWSKI, a constaté la formation parfois abondante de cal ; dans ce cas, les nodules médians restent encore visibles par transparence, tandis que toute trace en disparaît dans les cribles dépouillés de leur cal.

Cette étude du liber des Gymnospermes est reprise, en 1891, par STRASBURGER [90] qui complète les données de Russow sur les tubes criblés, et décrit des éléments particuliers conducteurs de matières albuminoïdes, dont nous aurons à nous occuper plus loin.

Il résulte de ses recherches que les tubes criblés sont représentés chez les Conifères, par des files de longues cellules prismatiques, taillées en biseau à leur extrémité, et qui forment des éléments longitudinaux parfaitement comparables aux fibres aréolées du bois. La membrane de ces tubes criblés est élastique, mais résistante, et l'on peut arriver facilement à isoler ces éléments par *arrachement*.

Les ponctuations criblées sont sensiblement réparties d'une façon analogue à celles des ponctuations aréolés sur les éléments ligneux. Elles sont nombreuses sur les parois terminales obliques, et en plus petite quantité sur les parois latérales radiales, communes aux éléments criblés voisins.

De même que pour les fibres ligneuses, les éléments des tubes

(1) De Bary. — Vergl. Anat., fig. 77, p. 188.

criblés contigus ne sont pas situés à la même hauteur ; de plus, chaque système criblé longitudinal est toujours en contact en un point quelconque avec au moins un rayon médullaire. S'il n'existe qu'un rayon médullaire en relation avec le cordon criblé, ce rayon est toujours pourvu de *cellules albuminifères (eiweisshaltige Zellen)*,qui communiquent avec les tubes criblés par des ponctuations criblées unilatérales.

Quand les rayons médullaires ne sont pas albuminifères, on peut admettre, ce qui est vraisemblable d'ailleurs, que les tubes criblés en un point quelconque de leur course sont en contact avec quelques-unes des cellules albuminifères réparties dans le parenchyme libérien.

Les plages criblées séparant deux éléments de tube complètement développés, sont traversées par un certain nombre de bâtonnets calleux, renflés en bouton du côté des cavités cellulaires et déjà décrits par DE JANCZEWSKI et RUSSOW. Les deux bâtonnets situés ainsi en regard l'un de l'autre, n'arrivent pas à se toucher et sont séparés par une nodosité plus ou moins réfringente. STRASBURGER considère cette dernière comme un renflement de la membrane primitive de séparation (in welchem ich gequollen Stellen der primären Schliesshaut erblicke) (1).

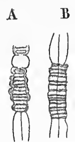



Fig. 25. — *Dammara australis*. B, ponctuation criblée entre deux tubes criblés en pleine activité. A, semblable ponctuation entre deux tubes criblés, mais situés sur la paroi terminale commune aux deux éléments (d'après STRASBURGER).

Ces plaques criblées sont faciles à étudier chez le *Dammara australis* qui présente aussi des ponctuations unilatérales très belles sur les parois adjacentes aux cellules albuminifères (fig. 43).

Les ponctuations primitives des éléments cambiaux s'agrandis-

1) Loc. cit., [90] p. 65.

sent plus rapidement du côté libérien que du eôté ligneux. Dans les éléments qui doivent se transformer en tubes criblés, elles ne tardent pas à présenter des petits points très fins qui sont le début des futurs cribles. L'étude de très jeunes tubes eriblés est rendue assez aisée chez ces plantes, par la suecession régulière des éléments libériens qui permettent une orientation eertaine. Les fines ponetuations qui se forment ainsi, sont réunies en groupe et rangées à peu près en eerele ; chaque groupe devenant dans la suite un ehamp de la plaque eriblée. Elles ne sont autre chose que des pores remplis des filaments protoplasmiques qui grossissent lentement en même temps que se développe la plage eriblée.

A ee stade, les petits filaments ne retiennent pas eneore le bleu d'aniline ; cette réaetion ne se produit qu'après la disparition des noyaux, pendant la période d'activité complète du tube eriblé.

Cette période est éphémère ; les filaments plasmatiques qui remplissent les eanalieules poreux se transforment rapidement en substance calleuse ; on voit alors apparaître de chaque eôté les bâtonnets de eal à tête renflée, décrits par Russow. Ils proviennent du renflement des filaments ealleux substitués au protoplasme dans les eanalieules, ear toutes ees petites têtes gonflées vers la eavité de l'élément se soudent pour eonstituer un bouehon de eal qui garnit alors ehaque petit crible. La soudure peut aussi s'étendre à toutes les têtes ainsi formées sur la plaque eriblée, pour eonstituer une plaque calleuse demi-sphérique.

Aux extrémités des tubes criblés, où les cribles sont très nombreux et serrés les uns eontre les autres, il peut y avoir soudure des plaques eriblées voisines ; il en résulte ainsi une eouche calleuse continue.

On aperçoit encore faeilement à travers les plaques ealleuses, des stries qui eonduisent aux pores eriblés. D'une façon générale, le développement du cal est plus important d'un côté que de l'autre, et, sur les parois radiales, il n'existe que d'un seul côté. (fig. 43).

Le fonetionnement des tubes eriblés cesse quand le eal atteint son développement complet ; les tubes paraissent alors vides. Plus tard, quelquefois plusieurs années après, les plaques calleuses se résorbent à leur tour et les cribles subsistent seuls ; on peut alors remarquer dans chaque champ criblé une sorte de réseau très fin délimitant les pores criblés vides.

On ne trouve plus alors aucune trace des bâtonnets calleux. En

résumé, il n'est pas prouvé que les filaments protoplasmiques qui remplissent les fins canalicules du crible très jeunes, soient continus et fassent communiquer directement les deux éléments contigus du tube. De plus, pendant la période d'activité de cet organe, les cribles ne sont pas ouverts, les bâtonnets calleux étant séparés par la petite nodosité médiane, issue vraisemblablement d'un gonflement de la paroi primordiale de la plage criblée. Les cribles des Conifères seraient donc fermés pendant toute leur existence.

Le mode de développement des tubes criblés des Gnétacées et des Cycadées est en tous points conforme, à ce qui vient d'être décrit.

*Tubes criblés des Cryptogames vasculaires.* — Dippel [20], en 1864, avait distingué dans la région libérienne des faisceaux deux formes d'éléments : 1° des prismes taillés en biseau par des cloisons obliques contenant plusieurs cribles ; 2° des prismes terminés par des cloisons plus ou moins horizontales, recouvertes de plaques calleuses (*callus platten*).

Russow [81] nomme les premiers, *tubes criblés* (Siebröhren) et les seconds, (Siebgefässe) *vaisseaux criblés.* De Bary, [4] tout en admettant une véritable perforation des gros tubes de ces plantes, met en doute la présence de vrais cribles dans les tubes plus minces, dont l'homologie avec les premiers lui paraît incontestable. De plus, il démontre que le contenu est réduit comme chez les Angiospermes à une mince couche de protoplasma à laquelle adhèrent des globules réfringents plus ou moins nombreux.

De Janczewski reprend cette étude avec soin dans les différentes familles des Cryptogames vasculaires, et ses conclusions peuvent être ainsi résumées :

1° Les Cryptogames vasculaires possèdent des tubes criblés homologues de ceux des Phanérogames, quoique leurs éléments ne possèdent *jamais de pores* perforés ;

2° La cloison qui sépare deux éléments de tubes est tantôt horizontale *(Equisetum, Aspidium, Ophioglossum)*, tantôt fortement inclinée et allongée *(Lycopodium, Marsilia, Pteris)*. Dans le premier cas, les pores sont assez petits, arrondis, elliptiques *(Equisetum)* ; la cloison criblée rappelle le crible solitaire du *Cucurbita*, dont les perforations seraient remplacées par des pores

fermés. Quand la cloison est fortement inclinée et par conséquent allongée, ses pores deviennent si larges et si rapprochés, que la membrane normale se réduit à des bandes étroites et reliées en réseau ; on a de la sorte, l'aspect de la plage criblée du *Vitis* dont les cribles seraient remplacés par de simples pores fermés ;

3° Le contenu des tubes criblés des Cryptogames vasculaires est bien différent de celui des Angiospermes. On n'y trouve jamais ni noyau, ni amidon ; la couche de protoplasma périphérique renferme une quantité plus ou moins grande de globules très réfringents évidemment de nature albuminoïde ; la vacuole centrale paraît remplie d'un liquide aqueux.

Russow [82] conclut, à la même époque, d'une façon toute différente. Il démontre la présence générale de cal, sauf peut-être chez les Marattiacées et les Ophioglossées ; pour lui, les cribles sont perforés tout au moins dans les Cyathéacées, Polypodiacées, Osmondacées, Equisétacées, Lycopodiacées.

Un certain nombre d'auteurs, depuis cette époque, font incidemment quelques observations sur le tissu criblé des Fougères, et c'est Poirault [76, 77] qui fournit les observations les plus récentes sur cette question. Dans la racine, cet auteur considère le liber comme formé de deux sortes d'éléments : des *cellules libériennes* et des *tubes criblés*. Les cellules libériennes sont allongées, pourvues d'un gros noyau et d'un protoplasma abondant.

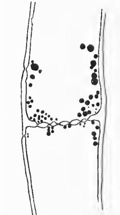


Fig. 26. — *Angiopteris evecta.* — Tube criblé de la racine ; les masses noires représentent les sphérules réfringentes. G = 550 (d'après Poirault).

Les tubes criblés peuvent se rapporter à deux types :

1° Les cloisons transversales ne portent qu'un seul crible *(type Courge)*;

2° Les cloisons transversales sont très obliques, et partant, munies de plusieurs cribles *(type Vigne)*.

Les parois longitudinales possèdent fréquemment aussi des *ponctuations isolées* ou *réunies en très petits groupes* ; elles constituent rarement des cribles aussi développés que ceux des faces transverses.

Les tubes criblés renferment un liquide hyalin tenant en suspension de nombreux globules sphériques, réfringents, rassemblés surtout au niveau des cribles et des ponctuations. Il n'y a pas de noyau.

Les pores des cribles sont, de très bonne heure, le siège d'un dépôt de *callose* qui les obstrue généralement ; le cal ne se forme jamais chez les Ophioglossées et les Marattiacées. Comme les pores se correspondent de part et d'autre de la paroi cellulaire, les bouchons calleux se trouvent dans le prolongement l'un de l'autre.

Poirault ne peut affirmer toutefois, s'ils sont en continuité de substance ou s'ils sont séparés par une membrane.

La question de perforation des pores est cependant résolue par cet auteur pour les tubes criblés des racines des Marattiacées ou Ophioglossées.

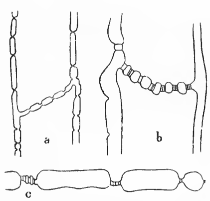



Fig. 27.— Tubes criblés de la racine d'*Ophioglossum vulgatum* : *a*, avant l'action de l'acide sulfurique ; *b*, après gonflement et coloration ; *c*, portion de paroi longitudinale du même tube criblé montrant les cribles ouverts. G = 560 (d'après Poirault).

Après gonflement par l'acide sulfurique et coloration par l'*azo-violet* (1) ou le violet de méthyle, *leurs perforations* sont représentées par des stries très nettes ; le fait *ne paraît pas douteux*. On voit dans le fond des pores, des canalicules très fins établissant la communication entre deux tubes criblés, et aussi latéralement, entre les tubes criblés et les cellules libériennes.

(1) Mangin. — *Sur les réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane.* C. R., 1890.

Les tubes criblés à un seul crible sont surtout l'apanage des

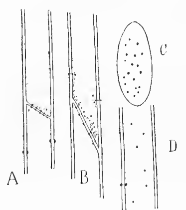



Fig. 28. — Tubes criblés du *Salvinia natans*. A, B, cloisons criblées inégalement inclinées ; C, cloison criblée vue de face ; D, pores isolés sur une cloison longitudinale (d'après POIRAULT).

racines de *Marsilia* et d'*Equisetum*. Les *Pteris* présentent la particularité de posséder des tubes criblés très larges aux deux extrémités de l'arc libérien, tandis que la partie centrale est occupée

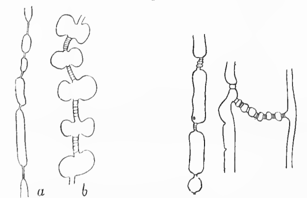



Fig. 29. — Tube criblé de la tige d'*Ophioglossum vulgatum*. — *a*, portion de cloison transversale examinée sans réactif ; *b*, après action de l'acide sulfurique et coloration ; les deux dessins de droite représentent une cloison longitudinale et une cloison transversale de tube criblé de la racine d'*O. vulgatum* (d'après POIRAULT).

par des éléments étroits, dont les ponctuations criblées sont difficiles à mettre en évidence.

En ce qui concerne les tiges et les pétioles, les résultats des recherches de POIRAULT (1) se rapprochent beaucoup plus de ceux de RUSSOW que ceux de JANCZEWSKI. En réalité, il y a des cals dans les tubes criblés de toutes les Fougères, même chez le *Salvinia*.

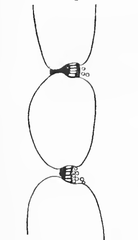


Fig. 30. — Tube criblé du pétiole d'*Angiopteris Durvilleana*. Portion de paroi transversale après gonflement par l'acide sulfurique, montrant la perforation des pores au niveau desquels on voit les globules réfringents (d'après POIRAULT).

Ici, comme pour les racines, les parois criblées paraissent imperforées, si l'investigation ne porte que sur des matériaux frais ou conservés dans l'alcool.

Au contraire, si l'on a soin d'employer les méthodes en usage pour les recherches des communications protoplasmiques, on arrive à conclure à l'existence des perforations. La chose n'est pas douteuse pour les tubes criblés d'*Angiopteris* et d'*Ophioglossum* (fig. 29).

Chez ces deux plantes, POIRAULT a très bien vu à diverses reprises, après traitement approprié, des filaments plus ou moins fins strier la membrane formant les pores et passer d'un tube dans l'autre.

Pour les Fougères, la question est plus compliquée ; TERLETSKI [91] a pris pour des communications protoplasmiques, les bâtonnets calleux qui traversent la membrane et obstruent la ponctuation. La question n'est pas encore actuellement résolue de savoir si ces bâtonnets calleux sont réellement perforés. POIRAULT incline vers cette dernière hypothèse, sans cependant rien affirmer.

Sur la structure générale des tubes criblés, ce dernier botaniste n'ajoute presque rien aux connaissances acquises par DE JANCZEWSKI et RUSSOW, il signale cependant les très remarquables tubes criblés des Cyathéacées.

On trouve dans le pétiole de cette plante, des tubes de 35$\mu$ de diamètre dont les cloisons dépassent 700$\mu$ de longueur, soit plus de 20 fois le diamètre du tube. Il en résulte que sur une grande

(1) Loc. cit., p. 191.

partie de leur trajet ces cloisons, beaucoup plus minces d'ailleurs que les cloisons longitudinales, semblent parallèles à ces dernières.

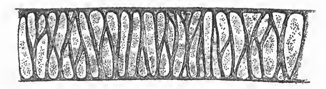


Fig. 31. — *Cyathea medullaris*. Pétiole. — Portion de cloison transversale très oblique de tube criblé. G = 400 (d'après POIRAULT).

C'est par centaines qu'on y peut compter les plages criblées, limitées par des tractus cellulosiques onduleux. Dans chaque plage, on peut distinguer un certain nombre de centres autour desquels les pores se sont développés. C'est évidemment la plus grande exagération des plages criblées, dans les tubes criblés du *type Vigne* (fig. 31).

## § 3. — Structure et développement du cal.

On sait que les dépressions présentées par la paroi primitive de la plaque criblée sont rapidement recouvertes par une matière spéciale désignée par HANSTEIN sous le nom de *cal*. Ce cal possède des réactions colorées microchimiques spéciales sur lesquelles MANGIN a appelé l'attention; il est surtout composé d'une substance, *callose* (1), que l'on rencontre fréquemment aussi dans les cellules les plus diverses des végétaux.

Le cal apparaît dans les tubes criblés de très bonne heure. DE JANCZEWSKI a vu les bouchons calleux se gonfler peu à peu, faire saillie de chaque côté de la membrane et confluer latéralement en une plaque homogène (*Phragmites*); ou bien (*Vitis*, *Tilia*) ce sont les filaments du réseau cellulosique qui se gonflent à leur surface,

(1) Mangin. — Observations sur la présence de la callose chez les Phanérogames. Bull. Soc. Bot. de Fr., t. XXXIX, 1892.

retrécissant peu à peu les ponctuations qu'ils finissent par obstruer complètement en formant une plage de chaque côté de la cloison.

Lecomte décrit un mode de formation analogue chez les *Vitis* : la cloison s'épaissit en effet avant l'établissement des perforations, mais le réseau cellulosique ne disparait pas pendant cet épaississement temporaire, comme le croit de Janczewski ; il se trouve simplement recouvert par une couche plus épaisse de substance non cellulosique.

Cette substance calleuse est dissoute ou remplacée progressivement par le mucilage albuminoïde du tube criblé, qui se creuse ainsi un canal à travers la maille. La communication s'établit de la sorte, entre deux éléments, non par pénétration de filaments muqueux, mais par substitution progressive de la substance albuminoïde à la matière calleuse.

La substance primordiale des mailles du réseau ne sert plus aux échanges, puisqu'ils se font dès lors directement; elle se rétracte et se réduit à une couche presque imperceptible appliquée à la surface du réseau cellulosique.

Chez les Dicotylédones, où Lecomte n'a pu mettre en évidence de véritables perforations, les échanges osmotiques existent seuls et la cloison criblée est notablement plus épaisse. Les mailles pectiques conservent leur état primitif et c'est par leur substance, que se font les échanges ; souvent elles subissent un gonflement et le même phénomène se retrouve sur les cals latéraux.

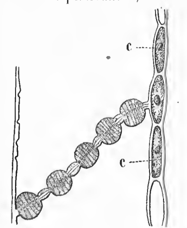


Fig. 32. — Cloison criblée de *Tilia platyphylla* avec cinq cals bien développés; *c*, cellules-compagnes.

Si des influences variées amènent des modifications dans le contenu des tubes criblés, le revêtement cellulosique de la paroi se gonfle et finit, en gagnant peu à peu, par obstruer les perforations du crible ; il fait ensuite saillie de chaque côté de la cloison sous forme de plaques plus ou moins épaisses, appelées *plaques calleuses*.

Lecomte donne deux exemples de développement du cal (1) :

1° *Rubus idæus.* — Près du cambium dans la tige souterraine, on rencontre des tubes en pleine activité dont les cribles sont nettement ouverts, bien que les perforations soient extrêment fines. Le réseau cellulosique est cependant recouvert à ce moment par une fine couche de substance calleuse se colorant en beau bleu par le bleu d'aniline (F, fig. 33). Les tubes criblés un peu plus externes ont des cribles plus épais (G, fig. 33) dont la substance calleuse s'est gonflée et empiète sur les perforations qui deviennent de moins en moins visibles. Puis ce gonflement de la substance calleuse s'accentue encore davantage dans les tubes plus extérieurs, la cloison criblée s'épaissit beaucoup (H, I, J, fig. 33); mais les réactifs colorants montrent nettement que le réseau cellulosique persiste au milieu de la cloison épaissie.

Il existe donc maintenent une plaque calleuse sur chaque face de la cloison criblée ; mais dans ces plaques, on voit encore assez facilement de fines stries qui sont les derniers vestiges des perfo-

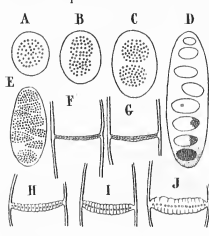



Fig. 33. — A, B, C, D, états successifs demi-schématiques d'un crible de *Vitis* se transformant en plage criblée. E, plage criblée de *Carya juglandifolia*. F, G, H, I, J, développement de la plaque criblée chez le *Rubus idæus*.

rations. Les plaques calleuses, en section perpendiculaire au plan de la cloison,se montrent avec un contour légèrement mamelonné : les dépressions correspondent aux anciennes perforations. De

(1) Lecomte. — Loc. cit. p. 26.

même une des plaques vue de face (D, E, fig.33) se montre criblée de petites dépressions qui dessinent des points sombres à sa surface. Cette forme extérieure de plaques calleuses est la conséquence directe de leur mode de formation. En effet, si les bouchons calleux se développaient seulement au niveau des perforations pour se gonfler ensuite en faisant saillie de chaque côté de la cloison; il est évident que ces bouchons pressés les uns contre les autres, dessineraient à la surface de chaque plaque, une sorte de réseau à mailles polygonales.

2° *Cucurbita maxima*. — Les tubes criblés sont ici de grande taille; le développement du cal est analogue à ce qui vient d'être décrit, mais les deux formes extrêmes sont plus développées. Le crible appartenant à un tube criblé en pleine activité, présente des perforations bien nettes et le revêtement de substance calleuse recouvrant le réseau cellulosique, est d'une finesse extrême. Le développement de la plaque calleuse est identique à celle du *Rubus*; mais ce développement s'exagère et les deux plaques atteignent un volume considérable par rapport à l'épaisseur de la cloison.

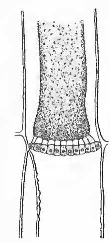


Fig. 34. Fragment d'un tube criblé de la tige de *Cuc. maxima*; le contenu contracté lentement par l'alcool est retenu au cal par des filaments engagés dans les stries (d'après Lecomte).

Par contraction lente au moyen de l'alcool étendu, et en agissant avec précaution, on peut mettre en évidence les fins prolongements du contenu traversant les stries de la plaque calleuse.

A une phase moyenne de développement, les stries perpendiculaires à la surface du crible et représentant les derniers vestiges des perforations, se laissent encore facilement apercevoir; mais elles s'effacent peu à peu jusqu'au point de devenir complètement invisibles dans les plaques volumineuses. Comme ces stries détruisent l'homogénéité des plaques calleuses, l'action des réactifs colorants les fait reparaître assez nettement; A *B*, fig. 20; B, fig. 21; fig. 32.

Tel est le développement des plaques calleuses, d'après Le-

COMTE, dont les observations nous paraissent concluantes, malgré quelques divergences de vues avec DE JANCZEWSKI et RUSSOW.

Le cal ne se développe pas chez toutes les plantes avec la même intensité et son épaisseur est d'autant plus grande que les tubes

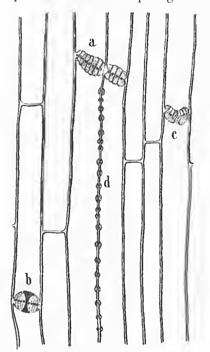



Fig. 35. — Tubes criblés de *Cucurbita Pepo* débarrassés de leur contenu. — *a*, cals bien développés avec stries ; *b*, cal avec une ouverture en entonnoir ; *c*, plaques calleuses détachées de la cloison criblée ; *d*, cals d'inégale épaisseur situés sur les parois longitudinales de deux tubes voisins (d'après LECOMTE).

eux-mêmes sont plus volumineux et plus riches en substances albuminoïdes. Quand les tubes se préparent à perdre définitivement leur activité, les plaques calleuses sont plus épaisses que si ces tubes doivent entrer plus tard dans une nouvelle période active. Les fig. 32, 39, montrent que souvent les deux plaques d'un même crible sont d'une épaisseur inégale, et ce fait est surtout apparent sur les cribles des parois longitudinales.

Quelle est l'origine de cette callose ?

DE JANCZEWSKI et WILHELM la font dériver d'une modification de

la cellulose du réseau; Lecomte démontre que cette assertion n'est pas fondée, car il est toujours facile de mettre en évidence le réseau au milieu de la couche calleuse. Le chlorure de calcium iodé, réactif de la cellulose, teinte à peine le cal et donne une belle couleur rose vif au réseau cellulosique.

Si la substance calleuse était due à une modification de la cellulose, le réseau disparaîtrait dans l'épaisseur du cal. Lecomte pense, au contraire, que la *première couche de cal fait partie intégrante de la membrane cellulaire* et que cette mince couche s'épaissit aux dépens des matières albuminoïdes renfermées dans l'élément criblé. Il voit, dans l'épaisseur plus grande de la plaque des tubes riches en substances albuminoïdes, ainsi que dans la disparition de ces dernières au fur et à mesure de cet accroissement en épaisseur, une preuve en faveur de son opinion; il ne reste, en effet bientôt plus à l'intérieur du tube, qu'une mince couche de protoplasme pariétal enveloppant un contenu presque complètement aqueux.

Les stries qui correspondent au centre des *mailles* de la *paroi* primitive, renferment une substance granuleuse analogue à ce protoplasma pariétal des tubes, colorée en jaune par l'iode, et qui constitue le dernier vestige des filaments muqueux, qui traversaient les perforations du tube en pleine activité.

Dans certains tubes où sous l'influence de conditions nouvelles, les tubes s'enrichissent à nouveau après la formation des cals, on voit des filaments muqueux s'insinuer dans le cal à l'endroit des stries. (B, fig. 21).

Cette activité tardive peut s'exagérer et comme toutes les stries ne sont pas traversées par des filaments muqueux, celles qui en possèdent s'élargissent peu à peu par dissolution du cal. Il en résulte la formation d'une ou plusieurs ouvertures souvent assez grandes à travers les plaques calleuses (A, fig. 21; *b*, *c*, fig. 35).

Strasburger conteste l'opinion de Lecomte sur l'origine du cal. Il pense qu'il n'existe aucune différence dans l'apparition de la couche calleuse entre les Gymnospermes et les Angiospermes. Le développement du cal, peu abondant en général chez les Gymnospermes, a été décrit en même temps que la formation de la cloison criblée, car les deux descriptions sont inséparables. On sait donc que, pour Strasburger, le cal de ces plantes dérive du protoplasma.

Chez les Angiospermes, il en serait de même; le protoplasma dépose le cal dans les mailles, puis la production de callose s'étend

latéralement, formant autant de petites plaques calleuses qui se réunissent plus tard en une seule. Ce dépôt de cal se fait autour des pores, qui se rétrécissent peu à peu, jusqu'à n'être plus représentés que par des stries très fines, traversant la plaque calleuse.

Cette explication est peut-être plus séduisante que celle de Lecomte, mais des études microchimiques sont encore nécessaires sur ce sujet délicat, pour trancher définitivement la question.

### § 4. — Modifications apportées dans les tubes criblés par l'âge et les saisons.

La durée de la période d'activité des tubes criblés est souvent très courte ; la plupart des éléments criblés primaires ont une existence éphémère et s'atrophient le plus souvent par écrasement. Au contraire, chez les Monocotylédones et Cryptogames vasculaires, leur activité persiste jusqu'à la mort de l'organe lui-même. Chez les Dicotylédones et Gymnospermes, elle dépasse rarement deux années. De Janczewski et Russow ont abordé, les premiers, l'étude des modifications que subissent les tubes criblés avec l'âge et les saisons, et Lecomte, plus tard, a publié quelques observations nouvelles.

Dans la Vigne, les plaques calleuses des tubes criblés apparaissent à l'automne, persistent tout l'hiver et sont dissoutes au printemps ; l'organe reprend alors toute son activité. Pendant la saison froide, la plante est en état de repos, la substance albuminoïde des vacuoles disparaît et celles-ci ne renferment qu'un liquide aqueux. Le protoplasma périphérique persiste, et c'est lui qui, au printemps, s'insinue dans les stries des cals, dissout la callose et creuse de nouveaux pores, pendant que la plaque calleuse s'amincit de plus en plus.

Les granules amylacés disparaissent aussi pendant cette période d'inactivité, et ce fait montre bien qu'on ne saurait considérer les tubes criblés comme des magasins de substances de réserve.

Quand l'activité protoplasmique renaît et que la cloison criblée a repris de réelles perforations, l'amylodextrine reparaît, en même temps que la vacuole accuse de nouveau un contenu albuminoïde plus ou moins mucilagineux.

A la fin de la deuxième année, un cal se reforme ; sa masse est plus volumineuse que celle de l'année précédente et les stries très peu apparentes. Le contenu des vacuoles disparaît et le proto-

plasma perd toute son activité. Le tube criblé est appelé à une rapide destruction ; il ne fonctionnera plus désormais.

Quelquefois au début de la troisième année, les cals se résorbent à nouveau et la communication devient libre entre les éléments constitutifs des tubes ; ceux-ci ne sont plus alors que des canaux, qui pourront servir seulement à véhiculer les liquides aqueux à la façon des vaisseaux ligneux.

Souvent aussi les cals peuvent persister longtemps encore et ne disparaître que très lentement ; mais ils ne fixent plus les matières colorantes que d'une manière très faible.

Le liber du *Rosa rubiginosa* présente des tubes criblés pourvus d'un crible unique *(type Courge)*, d'une durée de deux années, mais à la fin de la première année, il ne se forme pas de cal *(cal transitoire)* comme dans la Vigne.

Dans le Tilleul, les tubes restent complètement ouverts pendant plusieurs années, puis ils perdent peu à peu leur caractère d'activité. Quand il apparaît un cal, l'époque de sa formation est indéterminé, et ne se montre aucunement en relation avec l'alternance des saisons.

Les tubes criblés du Poirier ont une période active d'une année ; puis ils se ferment par un cal qui se dissout l'année suivante, et, pendant la durée de cette disparition du cal, le protoplasma se résorbe et le tube se trouve rempli d'un liquide aqueux.

D'après de Janczewski, puis Russow, les *Fagus sylvatica*, *Aristolochia Sipho*, *Rhamnus cathartica*, *Ficus carica*, *Nerium oleander*, etc., se comportent comme le Tilleul ; Lecomte y ajoute les *Piper*, *Macropiper*, etc.

L'évolution des tubes criblés se montre donc sous des aspects multiples, sans qu'il soit possible d'en donner jusqu'à présent une raison physiologique.

*Causes du développement du cal.* — Lecomte a fait sur ce sujet quelques observations intéressantes.

Divers *Cucurbita* semés les uns à la lumière, les autres à l'obscurité, ont montré dans leur axe hypocotylé des tubes criblés différemment développés. Dans les germinations obtenues en pleine lumière, les cribles sont ouverts ; au contraire, dans les germinations obtenues à l'obscurité, on rencontre des plaques calleuses dont l'épaisseur atteint jusqu'à trois, quatre et même cinq fois le diamètre du tube criblé. Les cribles de la région la plus voisine du cambium sont à peine épaissis, tandis que ceux de la région

externe présentent des cals volumineux (fig. 36). Le diamètre des tubes est plus faible que celui des germinations faites à la lumière; enfin, on rencontre à l'intérieur du protoplasma pariétal une vacuole remplie d'un liquide très épais.

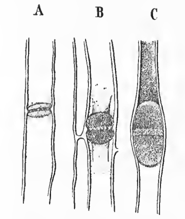
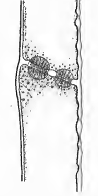


Fig. 36. — *Cucurbita moschata*. — Etats successifs du développement du cal dans le liber de la tige hypocotylée d'une germination à l'obscurité (d'après LECOMTE).

Ces germinations, remises à la lumière pendant un mois, ont montré une dissolution du cal intéressant les tubes de la région interne, tandis que ceux de la région externe avaient conservé leurs cals volumineux.

Inversement, dans les germinations obtenues à la lumière et placées ensuite à l'obscurité pendant un mois, les cloisons criblées s'étaient épaissies ; celles de l'extérieur étaient pourvues de plaques calleuses bien développées.

Une jeune pousse de *Vitis vinifera*, dont le liber présentait en hiver des cals assez volumineux, fut placée dans une serre au commencement de janvier. Vers le milieu de février, le contenu des tubes était plus riche en matières albuminoïdes ; les stries des plaques calleuses étaient beaucoup plus prononcées qu'à l'époque de la mise en serre (fig. 37) et les cribles de la région voisine du cambium étaient ouverts.


Fig. 37. — Deux cals de *Vitis cebennensis* après deux mois et demi de séjour dans une serre en hiver ; les stries sont très nettes (d'après LECOMTE).

LECOMTE pense qu'on pourrait arriver à la dissolution de toutes les plaques calleuses, si l'expérence était faite au début de l'hiver aussitôt leur formation.

Il résulte donc de ces expériences, que *le développement du cal est sous la dépendance des phénomènes de nutrition*, puisque la végétation à l'obscurité détermine l'accroissement du cal ; dans ces conditions en

effet, la fonction chlorophyllienne est supprimée et le dégagement de vapeur d'eau notablement diminué.

Cependant, dans les plantes à feuilles persistantes. les plaques calleuses apparaissent aussi bien que chez les plantes à feuilles caduques; il faut admettre dans ce cas que l'assimilation subit une diminution notable pendant la période. On ne saurait énoncer une affirmation sur cette manière de voir, tant que des expériences sur l'optimum de température pour l'exercice de la fonction chlorophyllienne n'auront pas été exécutées.

### § 5. — Phases successives de l'évolution des tubes criblés.

Nous avons exposé dans la partie historique de ce travail les idées de de Janczewski. D'après ce qui vient d'être dit, on voit que l'évolution des tubes criblés est toujours la même chez tous les végétaux, au moins dans ses grandes lignes.

On peut la diviser avec Lecomte, en trois périodes d'inégale durée : la *période active*, la *période transitoire* et la *période passive.*

La *période active* comprend le temps qui s'écoule entre la spécialisation de l'élément et l'apparition du cal définitif.

Les tubes criblés sont toujours actifs, tant que le protoplasma pariétal n'a pas disparu. Les phénomènes évolutifs principaux de cette période sont : la différenciation nacrée des parois longitudinales et le développement de la paroi criblée. La phase de différenciation maximum est atteinte quand l'activité du tube criblé est à son plus haut degré, soit que les échanges se fassent par des cribles nettement perforés comme chez la plupart des Angiospermes ou par des canalicules excessivement fins (Cryptogames vasculaires), soit ou bien que simplement ces échanges aient lieu par l'intermédiaire de ponctuations représentant, sur la partie transversale, les endroits de moindre résistance à la diffusion des substances albuminoïdes (Gymnospermes).

La période active se continue pendant un temps variable avec les plantes, et se termine avec l'activité propre du protoplasma pariétal ; dès ce moment,le crible se recouvre invariablement d'un cal.

La *période transitoire* comprend l'espace de temps pendant lequel le cal définitif s'établit, et que le protoplasma disparaît pro-

gressivement, en même temps que les substances albuminoïdes qui remplissaient les vacuoles. La plaque calleuse à son tour se dissout plus ou moins vite, et seule, la cloison criblée persiste ; c'est alors que le tube criblé n'est plus qu'un organe conducteur de l'eau. A partir de cette phase de son évolution, le tube criblé est devenu *passif :* c'est un élément mort.

Les tubes criblés peuvent subir encore des modifications importantes, car ils ne subsistent pas toujours à l'état d'éléments conducteurs de l'eau ; souvent, chez les Dicotylédones surtout, ils s'atrophient complètement et leurs parois s'accolent à celles des cellules voisines ; comme ces dernières se transforment fréquemment en tissu de soutien *(sclérenchyme* ou *prosenchyme)*, il n'est plus possible de retrouver trace de l'élément criblé au milieu de la masse de tissu mécanique ainsi formé.

Dans les faisceaux libéroligneux des Gymnospermes, beaucoup de tubes criblés passifs épaississent de nouveau leur membrane, et paraissent constituer de véritables éléments scléreux.

La transformation des tubes criblés en fibres chez les Angiospermes n'a pas encore été démontrée, elle ne paraît cependant pas impossible.

---

## B. — Cellules-compagnes.

Les tubes criblés et les cellules-compagnes (Geleitzellen) ont toujours une origine commune. Une cellule procambiale (liber primaire) ou cambiale (liber secondaire) se divise, dans le cas le plus simple, par une cloison longitudinale en deux cellules-sœurs, qui sont : le tube criblé et la cellule-compagne. De nombreuses figures antérieures nous ont montré ce cloisonnement.

Chez les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires, il n'existe pas de cellules-compagnes ; tous les tubes criblés se différencient directement aux dépens d'une cellule procambiale ou cambiale. Dans les Conifères, Strasburger a montré qu'il existait des organes homologues au point de vue du contenu et de la signification physiologique *(eiweisshaltige Zellen)*, mais qui n'étaient jamais les cellules-sœurs des tubes criblés.

Chez les Angiospermes, il n'est pas rare, comme l'ont constaté Léger et Chauveaud, d'observer la formation directe des tubes

criblés ; cependant l'apparition de cellules-compagnes, principalement dans le liber secondaire, est le cas le plus général.

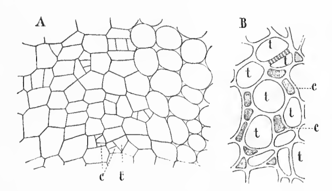



Fig. 38. — A, tissu criblé très jeune de *Lappa major* montrant les recloisonnements qui vont donner naissance aux tubes criblés *t* et cellules-compagnes *c* ; B, portion de liber de l'*Impatiens japonica*. — Tubes criblés *t* en files sensiblement radiales, avec leurs cellules-compagnes *c* (d'ap. Lecomte).

Lorsqu'il y a plusieurs recloisonnements, on ne voit pas, comme on le croyait généralement, une grande et une petite cellule s'isoler pour donner : la première, un tube criblé, la seconde, une ou plusieurs cellules compagnes. Il est de règle, au contraire, s'il doit y avoir plusieurs cellules-compagnes, que l'élément formateur se recloisonne plusieurs fois, et c'est seulement quand ces divisions sont accomplies,que le tube criblé se spécialise. Il en est encore ainsi, quand la même cellule cambiale doit donner un certain nombre d'éléments ; les tubes nacrés ne se différencient qu'après les recloisonnements terminés. Cependant c'est généralement l'élément le plus grand, qui devient un tube criblé.

Les cellules-compagnes possèdent rarement une longueur égale à celle des éléments des tubes criblés auxquelles elles sont accolées (fig. 39).

On conçoit facilement par l'examen de cette figure qu'il ne faudrait pas conclure à l'absence de cellules-compagnes, par l'étude seule d'une coupe transversale.

Le seul criterium absolu, qui puisse permettre d'affirmer qu'un élément voisin d'un tube criblé est bien une cellule-compagne, c'est de surprendre le fait du cloisonnement longitudinal de la cellule-mère.

En dehors de cela, LECOMTE résume ainsi les principaux caractères généraux de semblables éléments :

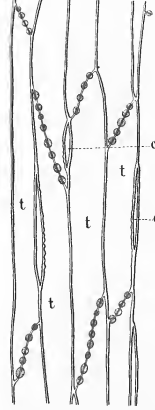



Fig. 39. — Portion de coupe longitudicale de tissu criblé de *Vitis vinifera* ; *t*, tubes criblés ; *c*, cellules-compagnes (d'ap. LECOMTE)

1° Sauf dans les feuilles, les cellules-compagnes sont presque toujours de section beaucoup plus petite que celle des tubes criblés et des cellules du parenchyme libérien ;

2° La cloison commune du tube criblé et de sa cellule-compagne, sur la coupe transversale, paraît d'ordinaire découper un segment du tube ;

3° Cette même cloison porte généralement des ponctuations criblées ou simples, ou même de simples dépressions très accusées ;

4° Le contenu des cellules-compagnes résiste plus longtemps à l'action de l'hypochlorite de soude, que celui des cellules du parenchyme libérien, et se colore plus fortement par le bleu d'aniline.

L'observation attentive de ces principaux caractères permet de les reconnaître avec assez de certitude, pour éviter de recourir à l'étude longue et fort délicate du développement.

En étudiant la genèse des tubes criblés, on a vu de quelles différentes manières pouvaient apparaître les cloisons qui donnaient naissance aux cellules-compagnes.

LECOMTE pense que l'orientation de ce cloisonnement est soumis à la loi générale suivante :

« Le cloisonnement se produit de telle façon que la cellule-compagne se trouve généralement placée entre le tube criblé, d'une part, le parenchyme libérien ou le plus souvent un rayon médullaire d'autre part. »

Cette orientation est surtout manifeste dans le liber secondaire.

Chez les plantes à liber mou (Weichbast), les cellules-compagnes sont presque toujours en contact avec les rayons médullaires. Quand le liber est stratifié, les cellules-compagnes sont disposées : 1° du côté des fibres, en séries tangentielles, séparant ces dernières des tubes criblés ; 2° du côté des rayons médullaires, en séries radiales, mettant en relation les tubes criblés avec ces rayons (Vigne, Tilleul).

Les Solanacées, les Composées Liguliflores, les Gentianacées, etc., montrent des cloisonnements obliques indifférents donnant naissance à des îlots de cellules, dont quelques-unes se différencient en tubes criblés et les autres en cellules-compagnes. Enfin, les cellules-compagnes peuvent se diviser ultérieurement par une ou plusieurs parois transversales.

---

### C. — Cellules cambiformes.

Dans l'*Aristolochia Sipho*, chaque cellule-mère de tube criblé dérivant du cambium, se divise en deux par une cloison tangentielle ; l'élément le plus externe devient un tube criblé, l'autre, plus petit, se subdivise transversalement en deux, trois ou quatre cellules.

De Janczewski établit une distinction entre les éléments ainsi formés et les cellules-compagnes des autres Dicotylédones. Il les compare aux cellules *dites cambiformes* des Monocotylédones. On sait en effet, que chez ces dernières, les tubes criblés les plus voisins des vaisseaux dans la tige, ne dérivent jamais immédiatement des cellules procambiales. Celles-ci se divisent généralement par une cloison tangentielle ; l'une des deux cellules-filles devient un tube criblé, l'autre subit de nouvelles divisions longitudinales donnant naissance à des cellules appelées *cambiformes*, lesquelles peuvent encore, plus tard, se partager en quatre, six ou huit cellules susceptibles de nouvelles divisions longitudinales. Il se forme ainsi un véritable *tissu cambiforme*.

Lecomte n'admet en aucune façon ces distinctions, pas plus pour les Monocotylédones que pour l'*Aristolochia Sipho;* toutes ces cellules sont homologues des cellules-compagnes ; il n'est pas rare, en effet, de trouver les termes intermédiaires entre la cellule

compagne simple, et un îlot de petites cellules issues de recloisonnements successifs. Chez les *Tilia, Vitis,* les éléments sont fréquemment cloisonnés transversalement, et leur orientation externe ou interne par rapport au tube criblé, lui semble un argument insuffisant.

Strasburger abandonne aussi complètement cette dénomination. Mais quelques auteurs allemands, *Frank,Haberlandt*,etc.(1), maintiennent énergiquement l'existence de cellules conductrices, spécialement différenciées dans le tissu libérien et qu'ils nomment *cellules cambiformes.*

Depuis Nægeli et de Bary, pour qui ces cellules cambiformes n'étaient probablement pas autre chose que les cellules-compagnes, la conception de ce tissu est notablement différente.

Voici ce qu'en pense Haberlandt :

« Les cellules-cambiformes sont des cellules allongées à paroi molle avec des extrémités terminées en pointe ou en biseau, et un contenu plasmatique abondant. Elles sont peu différentes, au point de vue de leur développement, des cellules cambiales dont elles dérivent. Leurs parois terminales sont fortement ponctuées ; ce qui indique qu'elles président aux échanges entre les cellules-compagnes voisines d'une part, et les cellules du parenchyme libérien d'autre part.

« Fréquemment ces cellules cambiformes se divisent transversalement et elles sont parfaitement comparables aux cellules du parenchyme libérien.

« On sait encore peu de chose sur leur fonction ; il est vraisemblable qu'elles servent à véhiculer à d'assez grandes distances les matières albuminoïdes facilement diffusables (diosmirend) ; de plus il est possible qu'elles jouent un rôle dans l'échange des matières albuminoïdes des tubes criblés.

« Quand par suite de divisions transversales, leur structure se rapproche de celle des éléments du parenchyme libérien, il est probable qu'elles servent à la migration des hydrates de carbone. »

Comme on le voit, la notion scientifique, anatomique et physiologique de ces *cellules cambiformes*, n'est guère précise ; aussi, jusqu'à présent, n'est-elle encore admise par aucun savant français.

(1) *Frank.* — Lehrb. der Pflanzenphysiologie, 1890, p. 284.
*Haberlandt.* — Physiol. Pflanzenanatomie, 1897, p. 286.

D. — Cellules albuminifères.

Strasburger (1) a signalé dans le liber des Conifères, des éléments remarquables par leur forme particulière et surtout par leur contenu albuminoïde ; il les considère comme physiologiquement homologues des cellules-compagnes des tubes criblés chez les Angiospermes, et il désigne ces cellules caractéristiques du tissu criblé des Gymnospermes, sous le nom de « *eiweisshaltige Zellen* » ; dans cette étude, nous les appellerons désormais : *cellules albuminifères*.

Ainsi donc, d'après Strasburger, les fonctions des cellules

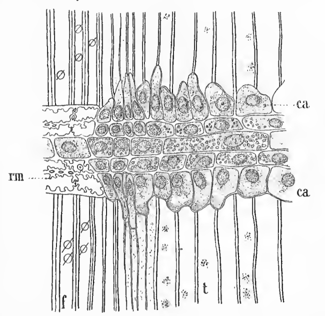



Fig. 40. — *Pinus sylvestris*. — Coupe longitudinale radiale de la tige à la limite du bois et du liber ; *t*, tubes criblés ; *f*, fibres ligneuses aréolées ; *rm*, rayons médullaires ; *ca*, cellules albuminifères. G = 220 (d'après Strasburger).

compagnes sont remplies : 1° chez les Abiétinées, par des rangées spéciales de cellules appartenant aux rayons médullaires ; 2° chez

(1) *Leitungsbahnen*, p. 54.

une partie des Cupressinées et Taxodinées, par les mêmes éléments auxquels s'ajoutent quelques rangées de cellules spécialisées du parenchyme libérien ; 3° chez les autres Cupressinées et Taxodinées ainsi que les Taxinées et Araucariées, uniquement par les cellules albuminifères du parenchyme libérien.

Ces éléments, quelle que soit leur origine, ont des caractères communs et des fonctions comparables à celles des tubes criblés. C'est ainsi qu'ils sont riches en matières albuminoïdes et ne renferment pas d'amidon pendant leur période d'activité maximum ;

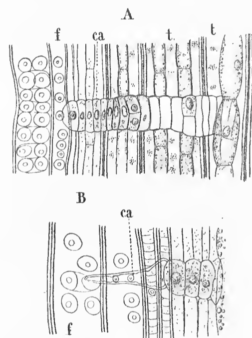



Fig. 41. — *B. Larix europæa.* — Coupe longitudinale radiale dans la région du cambium d'un tronc âgé. Rayon médullaire albuminifère dont une ou deux cellules s'infiltrent entre les éléments ligneux récemment formés. — *A. Taxodium distichum.* Même phénomène (d'après STRASBURGER).

cette dernière correspond précisément avec la même phase des tubes criblés voisins. La disparition du contenu se fait également d'une manière synchronique dans ces deux éléments, qui sont en communication directe par des ponctuations spéciales particulièrement développées.

Ces cellules albuminifères appartiennent souvent aux rayons médullaires, et, dans ce cas, elles sont disposées presque toujours sur les bords de ces rayons (*ca*, fig. 40).

A leur entrée dans le liber, les rayons médullaires perdent leur aspect; ceux d'entre eux qui n'ont qu'une seule épaisseur de cellules, ne forment jamais de cellules albuminifères et on n'y rencontre que de l'amidon. Si, au contraire, les rayons médullaires venant du bois sont composés de rangées doubles de cellules dans la région ligneuse, quand ils pénètrent dans le liber, une seule rangée de bordure devient albuminifère, l'autre est amylifère.

Ceux des rayons médullaires qui prennent naissance directement dans le liber, qu'ils possèdent une ou deux assises de cellules, présentent toujours des cellules albuminifères sur leurs bords. Ces rayons peuvent pénétrer dans le bois, mais ils s'atrophient rapidement.

Les cellules-mères de ces rayons albuminifères proviennent du cloisonnement d'une cellule cambiale qui ne fonctionne qu'en direction centripète, en donnant rarement quelques éléments centrifuges. Quand ils existent, ceux-ci s'infiltrent entre les trachéides récents et présentent l'aspect fourni par la figure 41. De nouvelles cellules albuminifères peuvent prendre naissance vers la région cambiale par des cloisonnements postérieurs, pour suivre les progrès de l'accroissement en épaisseur du liber.

Outre ces cellules spéciales à contenu albuminoïde situées sur les bords des rayons médullaires libériens, on rencontre des éléments semblables dans le parenchyme libérien. Parfois même ces derniers existent seuls.

Leur répartition est très variable ; tantôt elles sont disposées en bandes tangentielles, ou disposées sans ordre au milieu du parenchyme libérien amylifère, tantôt elles présentent une alternance assez régulière avec les cellules amylifères.

Leur noyau volumineux permet toujours de les reconnaître facilement, et quelle que soit leur disposition relative, *elles sont toujours en contact avec les rayons médullaires.*

Chez les Abiétinées (fig. 40), pendant la phase active, les cellules albuminifères présentent une hauteur plus grande et un diamètre tout différent de celui des cellules ordinaires du parenchyme libérien. Elles sont de plus en contact intime avec le côté large des tubes criblés ; leur diamètre grandit avec la croissance du tube.

Les différents éléments parenchymateux du liber et ceux des rayons médullaires à contenu amylacé, communiquent entre eux par des ponctuations simples; il n'existe aucune ponctuation entre les cellules amylifères et les cellules albuminifères. Les tubes criblés ne sont jamais non plus en relation avec le parenchyme

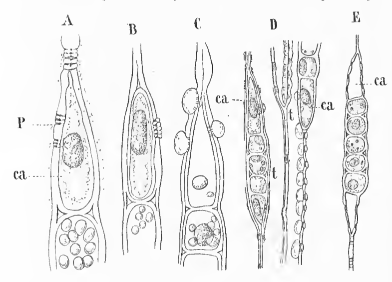



Fig. 42. — *Pinus sylvestris.* — A, cellule du bord supérieur d'un rayon médullaire vue dans une coupe longitudinale passant par la zone des tubes criblés actifs; la cellule albuminifère bordant le rayon médullaire, *ca* présente des ponctuations unilatérales *p* (einseitige Siebtüpfel). B, cellule analogue montrant le développement du renflement calleux des ponctuations. C, même cellule en dehors de la zone d'activité des tubes criblés; les cals sont bien développés. — *Picea excelsa.* — D, portion de coupe longitudinale tangentielle dans la zone des tubes criblés actifs, montrant les ponctuations entre les tubes criblés *t*, et les ponctuations criblées unilatérales avec cals entre ceux-ci et les cellules albuminifères des rayons médullaires. E, rayon médullaire en dehors de la zone active, les deux cellules albuminifères sont vidées, mais les ponctuations sont encore visibles. G = 450 (d'après Strasburger).

libérien, tandis qu'au contraire, les parois de contact entre les cellules albuminifères et les tubes criblés sont pourvues de ponctuations criblées très nettes. Russow avait déjà signalé ce fait, mais il n'avait pas remarqué la nature particulière de ces éléments parenchymateux différenciés; comme de Janczewski, il avait parfaitement remarqué que les petits cribles des parois latérales des

tubes criblés étaient pourvus de petits bâtonnets de cal ne pénétrant que jusqu'à la lamelle médiane.

Le nodule central si caractéristique des ponctuations criblées terminales n'existe pas. Les ponctuations ne sont donc pas perforées ; elles ne sont développées que d'un seul côté. STRASBURGER les appelle *ponctuations criblées unilatérales* (einseitige Siebtüpfel).

Les dessins empruntés à l'auteur que nous avons reproduits dans la figure 43, fournissent toutes les explications nécessaires, mieux que ne saurait le faire la meilleure des descriptions. Les cellules albuminifères de bordure des rayons médullaires des Abiétinées sont pourvues de très nombreuses ponctuations, qui se recouvrent plus tard d'un renflement de cal demi-sphérique; ce dernier se dissout plus tard comme celui des Angiospermes, quand le tube criblé et la cellule albuminifère ont perdu leur contenu et ne sont plus que des organes passifs.

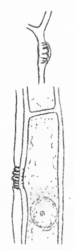


Fig. 43. — *Dammara australis*. — Ponctuations criblées unilatérales dans la paroi commune d'un tube criblé encore actif et d'une cellule parenchymateuse albuminifère contiguë. (d'après STRASBURGER).

Chez les Araucariées, ces ponctuations développées d'un seul côté sont parfaitement visibles ; les bâtonnets de cal pénètrent du tube criblé vers la cellule albuminifère. La partie perforée de la sorte est sensiblement plus grande en épaisseur que celle qui reste intacte du côté de cette dernière (fig. 43).

Ces ponctuations sont tout à fait comparables à celles des plages criblées des tubes, car STRASBURGER y a retrouvé fréquemment les nodules centraux que RUSSOW n'avait pu voir. (A, fig. 42). Les cals demi-sphériques n'apparaissent jamais du côté des cellules albuminifères ; on ne les rencontre qu'à l'intérieur des tubes criblés. Quand la phase active est terminée, les cellules albuminifères se vident en même temps que les tubes criblés ; fréquemment elles s'atrophient, s'aplatissent et donnent ainsi naissance à des espaces intercellulaires. Les cellules du parenchyme libérien qui renferment de l'amidon se gonflent, au contraire, ce qui disloque le tissu libérien (*Cedrus Libani*, *Tsuga canadensis*), les rayons

médullaires ne sont plus retenus au parenchyme libérien que par les cellules amylifères.

Quant aux espaces intercellulaires ainsi formés, ils se réunissent à ceux du bois, puis à ceux de l'écorce, créant de la sorte une communication avec l'extérieur par le phelloderme, en facilitant ainsi les échanges gazeux.

---

## CHAPITRE III.

## Partie non criblée.

### Parenchyme libérien et ses modifications.

### § 1. — Parenchyme libérien proprement dit (Liber mou).

Le parenchyme libérien constitue la masse fondamentale du liber ; il se compose exclusivement,de cellules procambiales (liber primaire) non spécialisées en éléments criblés et de cellules cambiales (liber secondaire) disposées en files longitudinales et radiales plus ou moins régulières. Il n'existe jamais aucun rapport de parenté entre les cellules du parenchyme libérien et les tubes criblés. On sait que les cellules-compagnes sont les cellules-sœurs de ces derniers, et qu'il faut retrancher aussi du parenchyme libérien, du moins au point de vue physiologique, les cellules albuminifères des Gymnospermes.

La délimitation de la région parenchymateuse libérienne de la partie parenchymateuse corticale, est souvent fort difficile.

On ne peut émettre d'opinion précise à ce sujet, dans la plupart des cas, qu'après une étude attentive du développement.

Les cellules libériennes ont une section transversale plus petite que celle des tubes criblés, souvent supérieure à celle des cellules-compagnes ; mais ces rapports de dimension sont trop variables pour qu'on leur attache une réelle importance. La présence du noyau suffit pour les distinguer du tube criblé qui n'en possède jamais à l'état adulte ; de plus, en section longitudinale, la paroi criblée et la longueur de chaque élément sont des caractères spécifiques du tube criblé qui rendent toute confusion impossible.

Il n'en est pas de même des cellules-compagnes, qui, après

s'être séparées dans la cellule-mère, grandissent parfois suffisamment pour atteindre les dimensions respectives des éléments parenchymateux environnants. L'étude du contenu peut permettre de différencier ces deux éléments ; de plus, le noyau des cellules-compagnes est souvent plus volumineux, ovale ou allongé, et celles-ci confinent toujours à un tube criblé. Enfin, la paroi mitoyenne présente d'une façon très générale des *dépressions très nettes* ou même des *ponctuations bien différenciées.*

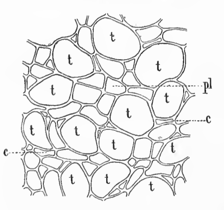



Fig. 44. — Coupe transversale du liber externe de *Cuc. melanosperma* ; *t*, tubes criblés ; *c*, cellules compagnes ; *pl*, parenchyme libérien (d'après LECOMTE).

Les cellules qui constituent le parenchyme libérien ne présentent pas de méats intercellulaires, et très fréquemment dans les parties âgées du liber, les parois des cellules s'épaississent, le tissu prenant une allure collenchymatoïde spéciale. On peut encore y retrouver les tubes criblés plus ou moins écrasés, quelquefois entièrement aplatis, et, dans ce cas, les membranes sont soudées intimement aux parois voisines des cellules collenchymateuses.

Dans le liber secondaire, les cellules sont disposées en séries très nettement radiales, surtout vers la région cambiale ; plus tard, dans les parties âgées, par suite des changements survenus aux divers éléments constitutifs du tissu criblé, la disposition régulière des éléments parenchymateux disparaît. En effet, quand les tubes criblés et leurs cellules-compagnes ont cessé toute activité, leur contenu se résorbe ; ces éléments s'atrophient d'une manière plus ou moins complète ou tout au moins, n'offrent plus une résistance suffisante à la pression des cellules parenchymateuses voi-

sines. Il en résulte que les cellules libériennes qui renferment des hydrates de carbone et surtout de l'amidon. se gonflent, et disloquent le tissu. C'est à ce moment que peuvent se former des espaces intercellulaires.

Joignons à ce phénomène évolutif, l'apparition de fibres ou d'énormes cellules scléreuses, et l'on comprendra facilement que l'ordre régulier des cellules cambiales disparaisse plus ou moins complètement.

Les cellules du parenchyme libérien ont des parois munies de ponctuations simples, sur leurs faces radiales et horizontales, très rarement sur leurs faces tangentielles.

*Rayons médullaires.* — Le parenchyme libérien est traversé par des rayons médullaires différents. Tous proviennent du cambium, mais les uns sont surtout développés dans le liber et se terminent rapidement dans le bois ; les autres, au contraire, se continuent profondément dans la région ligneuse. Les cellules des rayons médullaires sont toujours allongées dans le sens radial, ce qui permet de les distinguer facilement des éléments parenchymateux voisins. Les rayons médullaires sont généralement en relation directe avec les cellules-compagnes des tubes criblés (Angiospermes) ou modifient leurs cellules de bordure qui deviennent des éléments conducteurs (*cellules albuminifères* des Gymnospermes).

Les rayons médullaires sont parfois nécessaires pour délimiter le liber secondaire, dans les cas où les cellules du parenchyme libérien sont en nombre très élevé par rapport aux éléments criblés *(Lappa major)*. Le parenchyme libérien, en effet, ne diffère aucunement en apparence des autres parenchymes et possède comme eux des méats analogues.

Les cellules du parenchyme libérien, comme celles des rayons médullaires libériens, perdent peu à peu leur contenu protoplasmique dont il ne subsiste qu'un revêtement pariétal mince. Une grande vacuole centrale se forme, qui peut renfermer soit simplement du suc cellulaire contenant des hydrates de carbone en dissolution, soit des grains d'amidon, ou enfin des cristaux de forme diverse d'oxalate de calcium.

La présence des grains d'amidon, franchement colorables en bleu par l'iode, n'est pas rare non plus dans le protoplasma pariétal. Il est d'autant plus abondant dans le liber mou.que l'écorce est plus mince ou exfoliée par des péridermes successifs.

## § 2. — Eléments sclérifiés du liber.

Certaines cellules du parenchyme libérien peuvent être le siège d'une sclérification plus ou moins prononcée, qui s'accuse par le dépôt de couches cellulosiques successives à l'intérieur de la cellule. Ce dépôt est parfois si abondant qu'il ne reste plus pour ainsi dire rien de la cavité primitive cellulaire.

Quand cette sclérification n'apparaît que tardivement, les éléments restent courts, presque isodiamétriques, mais s'hypertrophient parfois d'une façon considérable (fig. 45, 46), on les appelle *cellules scléreuses* ou *sclérites*. Ces éléments présentent des parois

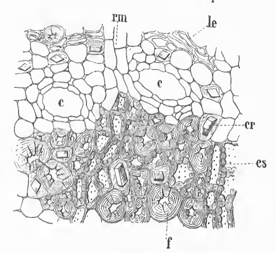



Fig. 45. — *Pistacia lentiscus*. — Portion de liber secondaire : *rm*, rayons médullaires; *le*, liber écrasé; *c*, canal secréteur; *cr*, cristal d'oxal. de ca.; *cs*, cellule scléreuse (d'après Moeller).

fortement épaissies, et généralement un lumen encore assez large. La paroi possède des ponctuations ou de fins canalicules (communications protoplasmiques) qui permettent les échanges avec les cellules voisines.

Quand la sclérification s'établit de très bonne heure, aux environs du cambium dans des cellules non encore cloisonnées transversalement, on voit celles-ci s'allonger à nouveau, devenir fusiformes : ce sont des *fibres*. On peut d'ailleurs rencontrer toutes

les formes de passage entre les cellules scléreuses courtes et les fibres très allongées.

D'après Hartig [43,44] et Chalon [13], les anciens tubes criblés pourraient se transformer en fibres. Schacht [86] et plus tard Vesque [97] émettent des doutes sur cette possibilité ; cependant ils admettent que les éléments des tubes criblés subissent parfois une sclérification, d'où résulte la formation de cellules scléreuses. Moeller [70] n'admet en aucune façon cette manière de voir, et Lecomte se croit autorisé à affirmer que les cellules de parenchyme libérien peuvent seules devenir des éléments sclérifiés.

La forme et la grandeur des *sclérites* et des *fibres* sont extrêmement variables. Les fibres libériennes et péricycliques de certaines plantes ont une longueur et une résistance qui les font apprécier comme *textiles*. La répartition des éléments scléreux dans le tissu libérien affecte parfois pour une même espèce une régularité suffisante pour qu'elle constitue un excellent caractère taxinomique.

Chez certaines Conifères (Taxinées, Araucariées, etc.), les fibres libériennes sont disposées en séries tangentielles, et la succession des éléments du liber est d'une régularité parfois surprenante.

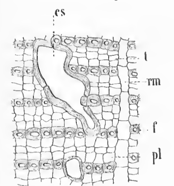


Fig. 46. — *Sequoia gigantea.* Portion de liber : *rm*, rayon médullaire ; *pl*, parenchyme libérien ; *f*, fibres ; *t*, tubes criblés ; *cs*, cellule scléreuse hypertrophiée (d'après Moeller).

Il n'est pas rare de voir s'ajouter aux rangées de fibres libériennes, des sclérites volumineux isolés dans le liber mou.

On désignait autrefois sous le nom de *fibres libériennes* tous les éléments fibreux de l'écorce interne ; Morot [72] a montré que, le plus souvent, les fibres situées en amas plus ou moins arqués à la partie externe du liber, provenaient des assises périphériques du cylindre central (péricycle).

Léger combat cette opinion, car il a vu fréquemment se développer des tubes criblés dans la région qui, plus tard, sera fibreuse. Une étude du développement du faisceau sera donc toujours nécessaire, pour affirmer l'origine péricyclique ou libérienne des paquets de fibres qui coiffent les faisceaux libéro-ligneux, chez un grand nombre de plantes.

### § 3. — Cellules à cristaux (Cellules oxalifères).

L'oxalate de calcium est très répandu dans le parenchyme libérien, soit sous la forme de cristaux prismatiques isolés dans des cellules libériennes, soit sous formes de cristaux mâclés ou en oursins ou enfin en cristaux aiguillés très fins, réunis en paquets dans des cellules spécialisées (cellules à raphides).

L'accroissement des cellules cesse dès l'apparition des cristaux, ce qui fait que fréquemment, les *cellules cristalligènes* ou *oxalifères* sont plus petites que leurs voisines. Les cellules contenant de gros cristaux isolés possèdent une membrane plus épaissie que la paroi des cellules renfermant des mâcles : les raphides sont généralement situées dans des cellules à contenu mucilagineux. Les cellules des rayons médullaires sont parfois aussi pourvues d'oxalate de calcium.

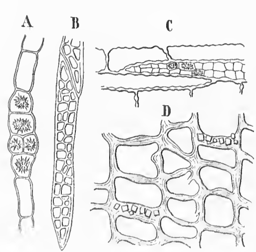



Fig. 47.— A : cellules de rayon médullaire cloisonnées, avec des mâcles dans le *Cornus mas* (MŒLLER). B, C, cellules ayant subi de nombreux cloisonnements ; chaque petite cellule secondaire était remplie exactement par un cristal (VESQUE). D, cristaux déposés dans la paroi (SOLMS-LAUBACH).

Les cellules parenchymateuses à cristaux se cloisonnent souvent transversalement ; il en résulte des files de cellules plus petites disposées longitudinalement d'une façon caractéristique

(Krystallschläuche). Il peut même se produire des cloisons longitudinales (fig. 47) comme l'a observé Mœller ; enfin la complication due aux recloisonnements peut être extrême, chaque petit cristal étant isolé par une cloison dans la même cellure mère (*Coprosma lucida*).

Dans les plantes dont le liber présente des strates de fibres, il n'est pas rare de voir les éléments cristalligènes, disposés en rangées tangentielles contre ces fibres ; souvent aussi l'oxalate de calcium cristallise sur la paroi même des fibres, et s'il se forme de nouveaux dépôts de cellulose à l'intérieur de celles-ci, les petits cristaux paraissent noyés dans l'épaisseur même de la paroi.

Enfin ces cellules à cristaux peuvent manquer dans le liber secondaire de quelques familles (Malvacées, Berbéridacées, etc.).

### § 4. — Eléments accidentels du tissu criblé.

On rencontre dans le liber de nombreuses familles, des éléments différenciés, de forme, d'origine et de structure variables, qui sont les réservoirs des produits de secrétion.

Ces appareils secréteurs sont principalement :

1° Des *cellules secrétrices* isolées qui proviennent de la spécialisation directe d'un élément du parenchyme libérien. Elles peuvent renfermer des huiles essentielles, des gommes, des résines, du tanin, des ferments solubles, etc. ;

2° Des *poches secrétrices* ou des *canaux secréteurs,* réservoirs locaux ou conduits allongés chargés de recueillir les produits fournis par les cellules secrétrices qui les entourent ;

3° Des *laticifères* articulés ou non, c'est-à-dire provenant de files de cellules à parois résorbées et anastomosées entre elles ou d'un élément embryonnaire allongé, indéfiniment rameux mais sans anastomoses.

La répartition de ces éléments secréteurs nous entraînerait en dehors du but de ce travail.

Disons simplement, à propos des laticifères, que beaucoup d'auteurs étrangers les considèrent comme des organes chargés de véhiculer les matières albuminoïdes et aussi les hydrates de carbone dans la plante. Comme tels, ils rapprochent physiologiquement ces organes, des tubes criblés.

Quoi qu'il en soit, on sait aujourd'hui que les laticifères ne sont jamais en contact avec les tubes criblés, et qu'ils n'existent pas dans le liber primaire; ils sont simplement, dans les plantes qui en contiennent (Liguliflores, etc.), adossés au faisceau libérien primaire.

L'analogie de fonction que l'on peut concevoir entre les tubes criblés et certains laticifères, nous paraît insuffisante pour rattacher ces organes au tissu conducteur.

---

## CHAPITRE IV.

## Constitution du tissu criblé dans les faisceaux et les terminaisons vasculaires des feuilles.

---

L'étude du liber dans les feuilles avait été négligée par les premiers savants qui se sont occupés de la question du tissu conducteur criblé. Le travail d'ensemble qui débute dans cette voie est dû à A. Fischer [24]. D'après cet auteur, dans les nervures des feuilles, le diamètre des éléments criblés diminue progressivement, mais ce décroissement est plus rapide pour les tubes criblés que pour les cellules-compagnes. Lecomte formule quelques réserves sur les résultats de Fischer, qui n'a pas suivi le développement de ces organes, et il ne saurait admettre les faits avancés sans un nouveau contrôle. Il ne paraît pas du tout convaincu qu'on ait affaire dans les terminaisons vasculaires à de véritables cellules-compagnes. Malheureusement Lecomte n'a pas dirigé ses recherches dans ce sens ; il ne signale qu'un petit nombre d'observations, « car le liber des feuilles lui a paru d'une désolante monotonie ». Cependant il énonce les conclusions suivantes :

1° Les tubes criblés des feuilles sont toujours pourvus d'un crible simple (*type Courge*), quelle que soit la forme de ces organes dans la tige ou la feuille de la plante. Ce caractère apparaît déjà dans les traces foliaires de l'axe ;

2° Le tissu criblé des feuilles est toujours plus développé, par rapport au tissu ligneux, que celui des tiges ;

3° Toutes choses égales d'ailleurs, le nombre des tubes criblés est plus élevé dans les faisceaux conducteurs des feuilles que dans ceux des tiges ;

4° L'inégalité d'épaisseur des cloisons séparant les tubes criblés des cellules-compagnes, est surtout accentuée dans le liber des feuilles :

5° Les plaques calleuses qui se développent vers l'automne dans les tubes criblés des feuilles persistent dans les feuilles tombées; ce fait tend à démontrer que le cal ne saurait être considéré comme une substance de réserve.

L'ensemble de ces faits paraissant acquis définitivement à la science, il restait à rechercher quelle était la façon de se comporter des différents éléments criblés dans les terminaisons vasculaires. Cette étude a été reprise par Strasburger (1) qui contrôle les données de Fischer et fixe nos connaissances sur ce sujet délicat. Les matériaux de recherches lui ont été principalement fournis par le *Cucurbita Pepo* et le *Ranunculus repens.*

*Pétiole.* — Le pétiole du *Cuc. Pepo* est creux; son système fasciculaire est disjoint et formé de 9-11 faisceaux disposés en cercle. L'un d'entre eux, plus volumineux, est impair et accuse la symétrie par rapport à un plan. Ces faisceaux, comme ceux de la tige, sont bicollatéraux. Dans le collenchyme sous-épidermique, on distingue des tubes criblés analogues à ceux de la tige et que Fischer appelle *cordons criblés hypodermiques transitoires* (transitorische hypodermale Siebstränge). Leur rôle se termine en effet avec le développement complet du collenchyme au milieu duquel on les retrouve encore pendant quelque temps (voir fig. 18). De nouveaux éléments semblables apparaissent dans le parenchyme conjonctif et se chargent de la nutrition du tissu extrafasciculaire. Il n'y a donc dans la structure du pétiole, aucune différence importante avec ce qui a été décrit dans la tige.

*Feuille.* — Les faisceaux se terminent dans les mailles du réseau formé par les nervures, plus près de la face supérieure. Sur les bords du limbe, et correspondant à chaque dent, trois faisceaux dont le médian est nettement plus développé, s'étalent en pinceau. Il apparaît çà et là, d'après Fischer, des tubes criblés transitoires qui se mettent en communication avec ceux des faisceaux par des commissures criblées analogues à celles de la tige.

Au fur et à mesure que les faisceaux diminuent d'importance, les parties criblées se simplifient progressivement, et la réduction s'opère surtout à la face supérieure.

Un faisceau relativement assez développé montre (fig. 48, A) une partie vasculaire composée de deux trachées $v$, dont la

(1) Leitungsbahnen, p. 294-300.

supérieure est plus étroite ; elles sont entourées latéralement par une couche de cellules parenchymateuses sans chlorophylle. Vers la partie supérieure, contre la trachée, on remarque successivement : une cellule de parenchyme ligneux (*vasalparenchym*) *cpl*, puis un tube criblé *t* avec sa cellule-compagne *cc*; viennent ensuite, d'abord une cellule de parenchyme libérien, ensuite un nouveau tube criblé et sa cellule-compagne, enfin deux cellules dont l'inférieure peut être considérée comme faisant encore partie

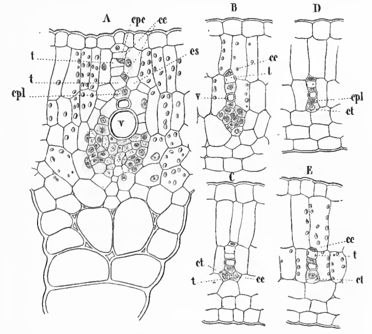



Fig.48.— Coupes transversales de la feuille de *Cucurbita Pepo* montrant les réductions progressives des éléments du faisceau dans les terminaisons vasculaires (d'après STRASBURGER). — *t*, tube criblé ; *cc* cellule-compagne; *cpl*, cellule de parenchyme ligneux (*vasalparenchym*); *cpc*, cellule de parenchyme libérien (*cribralparenchym*) ; *v*, vaisseaux ; *es*, éléments de séparation ; *ct*, cellule de passage ou de transition (*Uebergangzelle* de FISCHER).

du liber, tandis que la supérieure, qui est adossée à l'épiderme, n'est qu'un élément de séparation.

De chaque côté des deux premiers éléments libériens, il existe une cellule sans chlorophylle qui est aussi un élément de séparation, ainsi que les cellules immédiatement sous-jacentes.

Les deux tubes criblés de la partie supérieure sont actifs quoique pauvres en contenu ; le protoplasme des cellules-compagnes est franchement granuleux.

La partie criblée inférieure est composée de tubes criblés avec leurs cellules compagnes, et quelques cellules de parenchyme libérien.

Dans la nervure plus réduite, on ne trouve plus qu'une seule trachée (B, fig. 48) séparée latéralement du tissu criblé par une cellule de parenchyme ligneux. Vers la partie supérieure, il subsiste encore un tube criblé et sa cellule-compagne; à la partie inférieure, on voit trois tubes criblés avec trois cellules-compagnes et cinq cellules de parenchyme libérien.

Une coupe plus rapprochée encore de la terminaison du faisceau montre une réduction plus grande du tissu criblé inférieur (C, fig. 48).

A la cellule de parenchyme ligneux sont accolées trois cellules dont une cellule-compagne avec son tube criblé à droite, et une autre à gauche que l'on considère comme une cellule mère primordiale de tube criblé et de cellule-compagne.

De semblables éléments se rencontrent toujours à l'extrémité des fines ramifications des nervures ; ils sont gonflés de protoplasma avec un gros noyau. Fischer les considère comme des cellules-compagnes hypertrophiées, mais, en réalité, elles ne sont pas découpées aux dépens du tube criblé ; cet auteur désigne ces cellules particulières sous le nom de *cellules de transition ou de passage* (Uebergangzelle). Strasburger pense qu'il faut préciser cette dénomination et ne pas l'appliquer à toutes les cellules du tissu criblé inférieur. On doit toujours conserver le nom de cellules-compagnes tant qu'il persiste des tubes criblés, et n'appeler cellules de transition que celles qui sont évidemment des cellules mères de ces deux éléments, dans lesquelles le cloisonnement ne s'est plus effectué ; elles continuent le système des tubes criblés, mais sans spécialisation.

La réduction du tissu conducteur peut aller plus loin ; en D, fig. 48, on voit que toute la partie criblée inférieure est représentée par une seule cellule de passage *ct.* Il peut enfin arriver, que la cellule de parenchyme ligneux disparaisse ; dans ce cas, la cellule de passage est accolée au vaisseau.

La cellule de passage accompagne donc la trachée jusqu'à l'extrémité et parfois il en existe deux. Les tubes criblés se rétrécissent considérablement (jusqu'à cinq fois d'après Fischer) et finissent par disparaître.

Les phénomènes de réduction s'arrêtent dans la partie criblée supérieure quand elle n'est plus représentée que par trois éléments : une cellule de parenchyme ligneux, un tube criblé et sa cellule compagne (B, C, D, E, fig. 48).

A. Fischer a prétendu que les terminaisons vasculaires de *Cucurbita* ne contiennent jamais de tubes criblés à la partie supérieure. Celle-ci se termine par un vaisseau, au dessus duquel on voit parfois deux assises de cellules allongées, riches en plasma, sans noyau, mais qu'il est impossible d'identifier à des cellules-compagnes.

Pour Strasburger, ces derniers éléments sans noyau ne sont autre chose que les tubes criblés. Le parenchyme libérien supérieur disparaît de bonne heure ; les cellules-compagnes acquièrent une dimension plus grande, et arrivent alors à se mettre en contact par leurs extrémités. A partir de ce moment leur position est constante et externe par rapport au tube criblé ; elles forment un véritable élément conducteur analogue à ce dernier.

Dans sa terminaison, le faisceau tout entier n'occupe plus que la place d'une cellule de la deuxième assise palissadique (C, D, E, fig. 48) ; Fischer a d'ailleurs prouvé que tous les éléments conducteurs situés à l'extrémité du faisceau, étaient issus du cloisonnement d'une cellule de cette assise.

Si l'on blesse des feuilles et qu'on fixe ensuite dans l'alcool, les tubes criblés supérieurs des fines ramifications des nervures, au voisinage de la blessure, se montrent remplis d'un contenu très réfringent ; ceci tend à appuyer l'opinion de Strasburger qui les considère comme toujours actifs malgré le peu de richesse des matériaux qu'ils renferment. Il est facile de faire ces expériences en rendant les feuilles transparentes par l'hydrate de chloral après la fixation.

Les blessures, au contraire, n'influent aucunement sur la partie criblée inférieure ; celle-ci est, selon toute vraisemblance, destinée à prendre et à accumuler les combinaisons azotées organiques qui ont pris naissance dans la feuille.

La partie criblée supérieure, ne prend probablement aucune part à ce dernier travail et ne fonctionne que pendant le développement de la feuille ; Fischer signale en effet que, dans les feuilles jeunes, on voit les tubes criblés supérieurs en activité, tandis que, dans la feuille adulte, ils paraissent vides.

L'opinion de Strasburger concorde avec celle de ce dernier

auteur ; tous deux pensent,qu'à l'exception de certaines Cucurbitacées, chez toutes les autres Dicotylédones pourvues de faisceaux criblés périmédullaires, les tubes criblés correspondant à cette région disparaissent dans les terminaisons vasculaires des feuilles. C'est ainsi que chez l'*Ecballium*, la partie criblée supérieure dans cette région a déjà complètement disparu.

La feuille trilobée du *Ranunculus repens* possède de fines nervures anastomosées en réseau ; quelques-unes, généralement au nombre de trois, se réunissent à chaque dent de la feuille dans une hydathode avec épithème et stomates aquifères.

Le faisceau conducteur d'une nervure déjà réduite se compose de quelques trachées (A, fig. 49) à la partie inférieure desquelles se montre un amas de cellules composé de tubes criblés avec leurs cellules-compagnes d'un diamètre égal et quelques cellules de parenchyme.

Les fig. suivantes B, C, D, indiquent les principales phases

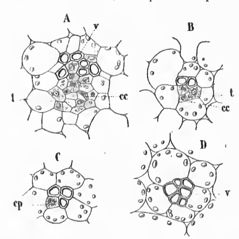



Fig. 49. — Coupes transversales de la feuille de *Ranunculus repens*, montrant phénomènes de réduction du faisceau conducteur dans les terminaisons vasculaires (D'après Strasburger).

de réduction que l'on peut rencontrer dans les dernières ramifications des nervures. En B, la partie criblée est réduite à un tube criblé et sa cellule-compagne, avec deux cellules parenchymateuses.

Dans les deux dessins suivants, tout élément libérien a disparu, une seule cellule parenchymateuse persiste encore en C.

Les phénomènes sont comparables dans les feuilles des Monocotylédones ; chez les Graminées, les flancs de la partie criblée restent toujours séparés des cellules chlorophylliennes par une assise de cellules privées de chloroplastides ; elles correspondent aux cellules de parenchyme conjonctif situées dans une position analogue dans les faisceaux de la tige. Dans les plus fines ramifications des nervures, ces éléments conjonctifs sont de diamètre bien supérieur à celui des tubes criblés, qui sont rétrécis considérablement et finissent par disparaître. La partie vasculaire du faisceau se termine par des éléments qui n'ont plus rien de commun avec les trachées et que DE BARY a parfaitement décrits (1).

Les gaînes de faisceaux libéroligneux, venant du cylindre central du tronc, se continuent dans les nervures des feuilles et sont représentés jusqu'à l'extrémité des terminaisons vasculaires.

Contrairement à ce que l'on observe chez les Graminées, il n'est pas rare de voir, dans le limbe de la feuille des Palmiers (*Chamædora elatior*), un tube criblé ou sa cellule-compagne directement accolés à un vaisseau ; dans ce cas, la paroi du vaisseau est régulièrement lignifiée sur toute la surface de contact.

Dans les nervures du *Phœnix sylvestris*, le liber contient des cellules prosenchymateuses, réunies en cordons ou en plaques, et qui correspondent par leur situation aux cellules-compagnes. Elles sont cependant moins épaissies que les éléments sclérenchymateux de la gaîne, et deviennent plus nombreuses au bord interne de la partie criblée.

Les éléments scléreux de la gaîne s'infiltrent dans le pourtour de la région criblée, et avec ces cellules dont il vient d'être question, ils constituent une protection mécanique efficace aux tubes criblés intérieurs à paroi mince. Le danger d'aplatissement est en effet très grand pour ces longues feuilles, à cause des flexions intenses qu'elles sont appelées à subir sous l'action des vents.

Chez les Cryptogames vasculaires (2), les terminaisons vasculaires ont été étudiées par POIRAULT, qui distingue deux types. Un premier, que l'on pourrait appeler *terminaison superficielle*, dans lequel, le faisceau ou mieux la stèle, après avoir cheminé quelque temps dans l'épaisseur du parenchyme foliaire, se relève brusquement et vient finir en se dilatant plus ou moins, sous une

(1) *Vergl. Anat.*, p.387.

(2) Poirault [77], p. 249-256.

plage de cellules différenciées de l'épiderme supérieur. Dans un second type (*terminaison profonde*), la stèle ne subit aucun relèvement et se termine au milieu même du mésophylle.

Les terminaisons superficielles sont constituées par des éléments ligneux spiralés ou réticulés, dont les derniers augmentent considérablement de diamètre en se raccourcissant ; Haberlandt (1) prétend que les fines nervures sont ainsi exclusivement constituées, et qu'elles ne possèdent jamais de tubes criblés.

Ce n'est pas l'avis de Poirault, qui a pu suivre ces derniers presque jusqu'à l'extrémité, où ils subissent dans l'ampoule terminale une modification comparable à celle que subissent les vaisseaux eux-mêmes. Ils se raccourcissent, mais à l'inverse de ces derniers, ils deviennent plus étroits et leur petitesse ainsi que la minceur de leurs parois rendent leur étude assez délicate. Leur présence ne peut faire aucun doute, car les cribles des parois longitudinales sont relativement grands. Dans les terminaisons profondes, les tubes criblés persistent de même presque jusqu'à l'extrémité.

Les faits se passent donc comme chez les Phanérogames à faisceaux bicollatéraux (sauf quelques Cucurbitacées) : le liber tourné vers la face supérieure du limbe disparaît de très bonne heure et seul,le liber de la face inférieure accompagne les dernières ramifications des nervures, pour disparaître très près de leur extrémité.

On ne rencontre jamais de faisceaux criblés se terminant dans le parenchyme lacuneux ; les tubes criblés accompagnent toujours les vaisseaux qui, suivant les cas, les dépassent plus ou moins.

Une exception nous est fournie par le *Polypodium lucidum* ; dans les nervures duquel c'est le liber inférieur qui disparaît, tandis que le liber supérieur subsiste.

(1) Haberlandt. *Ueber collaterale Gefässbündel in Laube d. Farne*, Sitzb. de Wiener Akad. t. LXVXIV p. 128.

# CHAPITRE V.

## Contenu des différents éléments constitutifs du tissu criblé.

### A. — Partie criblée.

#### § 1. — Tubes criblés.

L'étude des substances que renferme le tissu criblé est d'une importance très grande pour la connaissance de la fonction physiologique des divers éléments. Th. Hartig avait déjà remarqué que les tubes criblés sont remplis par une matière épaisse, mucilagineuse, que Nægeli décrivit ensuite plus complètement. Ce dernier constate que cette substance gélatineuse s'accumule plus volontiers d'un seul côté de la cloison criblée.

On doit à de Bary les premières connaissances exactes sur le contenu des tubes criblés ; le premier, il montra qu'il existe dans tous les tubes actifs une couche de protoplasma pariétal, enveloppant un liquide interne plus ou moins riche en matières albuminoïdes.

Wilhelm a plus tard étudié, sur des matériaux frais, la différenciation progressive de ce contenu. Les éléments criblés très jeunes renferment d'abord un protoplasma granuleux avec un noyau ; puis ce protoplasma diminue de façon à ne constituer bientôt qu'un mince revêtement pariétal. Le noyau disparaît et des granules amylacés prennent naissance dans la couche protoplasmique.

Dans l'intérieur de la cellule se montrent des gouttelettes jaunâtres, plus nombreuses vers les extrémités où elles constituent des amas de gelée très apparente.

De Janczewski et Russow n'ajoutent aucun fait saillant à la description de Wilhelm. Le contenu de chaque tube criblé est

toujours considéré comme composé d'un sac protoplasmique interrompu sur les cribles, et entourant un liquide plus ou moins riche en matières albuminoïdes ; ces dernières sont surtout accumulées au voisinage des cribles. Tous ces auteurs admettent que le revêtement protoplasmique est dépourvu de vitalité propre. C'est surtout à Alfred Fischer, puis à Lecomte que l'on doit les connaissances les plus précises sur le développement, la nature et les transformations des matériaux renfermés dans les tubes criblés.

Ajoutons enfin que tout récemment Rachiborski [78] a signalé dans la partie criblée du liber, la présence d'un *fermant oxydant indirect* auquel il a donné le nom de *leptomine*, et dont le rôle physiologique est encore inconnu.

L'étude du contenu des tubes criblés nécessite un certain nombre de précautions très importantes, si l'on veut éviter les causes d'erreur. Lecomte insiste avec beaucoup de soin sur ces précautions (1) ; il pense qu'il est absolument nécessaire de recourir pour ce genre de recherches, à des matériaux frais plongés dans l'eau additionnée de 3 à 5 p. 100 de sucre. Les fragments à utiliser doivent être détachés dans cette solution sucrée, puis coupés en humectant constamment le rasoir et les coupes, avec ce même liquide. De plus, l'examen doit toujours être fait dans la même solution.

Si les matériaux ne sont pas immédiatement utilisés, on les plonge dans l'eau sucrée additionnée, au bout de vingt-quatre heures, d'une faible dose d'alcool ; puis cette proportion d'alcool est augmentée de jour en jour. Si l'opération est bien conduite, la disposition du contenu reste sensiblement la même qu'à l'état frais.

Pour certaines recherches analogues, Strasburger se sert du liquide qui s'écoule de la région criblée, en faisant une section à la plante. Ce liquide lui a rendu de grands services, pour l'étude des coupes longitudinales de *Cucurbita*.

L'examen des tubes criblés, lorsqu'on s'est entouré de telles précautions, montre de suite, contrairement à l'opinion des premiers auteurs, que l'accumulation de matériaux en certains endroits du tube n'a pas lieu. Cette agglomération des substances albuminoïdes aux extrémités de chaque élément n'existe pas dans les matériaux frais ; elle résulte, ou bien du sectionnement de la

(1) Lecomte [58], loc. cit. p. 272-275.

plante qui provoque une rupture d'équilibre de pression dans les organes, ou bien encore de l'action coagulante trop brusque de l'alcool.

Les matériaux frais, examinés dans de bonnes conditions, montrent constamment une répartition à peu près uniforme des substances coagulables, dans toute la longueur des éléments criblés.

A. Fischer conseillait de faire bouillir la plante entière avant d'y pratiquer des sections. Outre que cette opération n'est possible que pour des plantes de petite taille, il faut remarquer que, si l'ébullition empêche les amas de se produire sur les cribles, elle fait apparaître une striation qui part des cribles pour s'irradier dans l'intérieur des tubes ; les matériaux frais ne montrent absolument rien d'analogue, et c'est ce qui explique les striations si fidèlement rendues dans les figures du mémoire de Fischer [25].

*Différenciation du contenu des tubes criblés.* — D'après ce qui vient d'être dit, c'est aux recherches de Lecomte qu'il faut s'adresser pour exposer, avec le moins de chances d'erreur, le développement du contenu des éléments criblés. Prenons quelques-uns de ses exemples :

« 1° *Vigne* (*Vitis vinifera*). — La cellule cambiale, mère d'un tube criblé, se divise de très bonne heure en deux éléments (tube criblé et cellule compagne) par une cloison longitudinale. Les deux noyaux, issus du noyau primitif, paraissent inégaux ; en effet, celui de la cellule-compagne est plus granuleux et se colore plus fortement par les réactifs que celui du tube criblé.

« A ce moment, le futur tube criblé possède un contenu protoplasmique très granuleux, avec un noyau occupant à peu près le milieu de la longueur du tube. Bientôt, de petites vacuoles apparaissent et grandissent ; en même temps le noyau paraît se gonfler et, à mesure que ce gonflement s'accentue, on aperçoit à l'intérieur un certain nombre de petites sphères brillantes dont le diamètre augmente en même temps que celui du noyau. Puis le noyau, gonflé outre mesure, se déchire, et paraît éclater sous l'effort de ces petites sphères qui, une fois en liberté, se dispersent dans le protoplasme où elles se comportent comme autant de vacuoles (fig. 50, A, B, C, D).

« Ces petites sphères brillantes, qui semblent provenir d'une sorte de bourgeonnement du nucléole, entraînent manifestement avec elles une petite quantité de la substance propre du noyau. Il en

résulte : 1° que chacune d'elles présente, à sa surface, une couche mince de substance se colorant plus fortement que le protoplasme environnant; 2° que le noyau refermé sur lui-même, après la sortie des sphères, a perdu une partie de sa substance et se distingue plus difficilement du protoplasme.

Fig. 50. — A, B, C, états successifs du noyau dans un tube criblé très jeune (*Vitis*); D, tube encore très jeune, la vacuole est séparée du crible par une couche épaisse de protoplasma.

« Peu à peu la substance du noyau perd son pouvoir colorant ; elle se confond progressivement avec le protoplasme du tube et ce n'est qu'exceptionnellement, qu'on peut encore en déceler la présence dans un tube de Vigne, pendant la période d'activité. Dès ce moment, le noyau a disparu habituellement comme corps figuré ; peut-être sa substance propre s'est-elle simplement dispersée dans le protoplasme ; c'est ce que paraissent indiquer les faits que nous venons d'indiquer. Russow a déjà signalé la présence des sphérules dans le noyau chez la Vigne ; mais il n'a pas suivi leur évolution.

« Bientôt toutes les vacuoles, d'origine protoplasmique et d'origine nucléaire, se fusionnent en deux ou trois vacuoles plus grandes et enfin on n'en trouve plus qu'une seule (fig. 50, D). Le protoplasme ne constitue plus qu'une mince couche entre la grande vacuole et les parois longitudinales du tube ; mais aux extrémités il se montre plus abondant et ses granulations sont continuellement en mouvement. Il est à noter qu'à cette phase le protoplasme des tubes est plus granuleux et se colore plus fortement que le protoplasme des éléments voisins.

« Le contenu de la vacuole, d'abord très aqueux, ne tarde pas à s'épaissir, et, quand les extrémités de cette vacuole atteignent enfin les cloisons terminales des tubes, ce contenu est déjà très riche en substances albuminoïdes, que l'alcool coagule et que le bleu d'aniline colore fortement. Mais les amas décrits avec tant de soin par Wilhelm, de Janczewski et Russow n'existent pas ; le contenu de la grande vacuole paraît homogène ; ces amas n'existent que dans les préparations exécutées avec des matériaux coupés à

l'avance ou conservés dans l'alcool. La vacuole centrale paraît parfois plus longue que le tube qui la contient, et alors elle se montre repliée sur elle-même. Ce fait a déjà été signalé par WILHELM dans le mémoire cité précédemment.

« Les faits que nous venons de mentionner pour le *Vitis vinifera* s'appliquent aussi au *Vitis amurensis*.

« 2° *Courge*. — Dans la tige du *Cucurbita maxima*, j'ai trouvé tout d'abord un contenu granuleux homogène avec un beau noyau ovoïde. Bientôt il se développe plusieurs vacuoles qui s'accroissent peu à peu en refoulant le protoplasme (fig. 51, A, B) et finissent par n'en plus former qu'une seule, occupant presque toute la longueur de l'élément. Bientôt, le long des parois, se forment des gouttelettes semblables au contenu de la grande vacuole (fig. 51, B). Ces gouttelettes, qui naissent vis-à-vis des cribles des parois longitudinales, paraissent être constituées par la substance qui passe des éléments voisins dans les tubes criblés ; elles forment comme des bosselures dans le protoplasme pariétal et leur substance finit par disparaître ; elle traverse, sans aucun doute, la mince couche de protoplasme qui sépare chaque gouttelette de la grande vacuole centrale, car le contenu de celle-ci devient plus épais à mesure que les gouttelettes disparaissent. En même temps le noyau perd peu à peu la propriété de fixer les matières colorantes et, bientôt, on ne peut plus le mettre en évidence ; cependant j'ai réussi à le retrouver, niché dans le protoplasme pariétal de quelques tubes en pleine activité (fig. 53). Mais je n'ai pas réussi à découvrir, dans le noyau en voie de disparition des divers *Cucurbita*, la formation de sphérules claires signalée plus haut à propos de la Vigne. Dans le tube arrivé à la période de pleine activité, on trouve une mince couche de protoplasme pariétal, avec une grande vacuole centrale, s'étendant d'un bout à l'autre du tube et occupée par une substance épaisse,

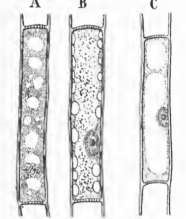


Fig. 51. — A, B, C, développement du contenu d'un tube criblé (*Cucurbita*), (d'après LECOMTE).

filante, presque homogène, mais que l'alcool contracte et coagule en amas, se colorant fortement par le bleu d'aniline, le vert de méthyle, etc.., et appliqués sur les deux faces de chaque crible ou bien sur une seule.

« Comme on peut le voir par l'exposé qui précède, la nature vacuolaire de la masse centrale des tubes est encore plus évidente pour le *Cucurbita* que pour la Vigne. Je reponsse fortement l'opinion de Vilhelm, qui pense que cette masse centrale est constituée par la réunion des gouttelettes pariétales. Elle reçoit, il est vrai, le contenu de celles-ci, mais ne procède pas d'elles.

« 3° *Impatiens japonica.* — Le liber de la tige contient un grand nombre de tubes criblés, pressés les uns contre les autres et présentant des cellules-compagnes, généralement de même longueur que les tubes. La longueur de ces tubes varie de 100 à 120 $\mu$ et leur diamètre de 10 à 15 $\mu$. La différenciation du contenu des tubes se fait comme chez la Courge, moins la formation des gouttelettes nichées dans le protoplasme pariétal. Cette différence tient probablement à l'absence de ponctuations sur les parois longitudinales des tubes. La masse interne se forme comme une vacuole et en présente tous les caractères. De plus, il n'est pas très rare de rencontrer un ou plusieurs noyaux en forme de fuseau, dans le protoplasme pariétal des tubes en pleine période d'activité.

« 4° *Lappa tomentosa.*— Il existe, dans la tige, du liber externe et du liber interne (diam. des tubes, 10 $\mu$ ; longueur, 150 à 200 $\mu$) ; il se forme des vacuoles dont une, au moins, a une origine nucléolaire (fig. 53, C). Il ne m'a pas été possible de voir si les autres vacuoles possèdent cette origine. Le nucléole paraît se dilater ; le noyau éclate et sa substance ne forme plus qu'une bande irrégulière dans le protoplasme pariétal. Les vacuoles se rejoignent et forment une vacuole unique. Dans beaucoup de tubes, il reste un noyau, distinct pendant longtemps, mais se colorant cependant moins fortement que ceux des éléments voisins. Dans un tube en activité, il existe une couche très nette de protoplasme pariétal, contenant de nombreux granules amylacés dans le voisinage des cloisons criblées et, à l'intérieur, une grande vacuole occupant toute la longueur du tube.

« 5° *Ophrys apifera.*— La différenciation du contenu est la même que chez l'*Impatiens* ; mais le noyau disparaît complètement ; je n'ai pas réussi à en retrouver de vestiges dans les tubes en pleine

activité. La grande vacuole est moins riche en substances albuminoïdes et possède, par conséquent, un contenu plus aqueux que chez la pluplart des Dicotylédones étudiées. Cependant, par l'action de l'alcool, il y a encore formation d'amas très nets près des cribles, tandis que, chez le *Phragmites communis* décrit par de Janczewski, la vacuole a un contenu presque complètement aqueux. Chez cette dernière plante, on voit nettement que le protoplasma pariétal se continue sur la surface des cribles. »

En résumé, Lecomte arrive à cette conclusion que le contenu des tubes criblés en activité est constitué *par une mince couche de protoplasma pariétal enveloppant une grande vacuole*. De plus cette couche protoplasmique, contrairement à l'opinion de Wilhelm et de Janczewski, se continue au niveau des parois criblés, de telle sorte qu'elle forme un revêtement périphérique complet dans l'intérieur de chaque élément du tube criblé. Ce fait est facile à constater chez les plantes dont les tubes ont un contenu aqueux (*Phragmites communis*).

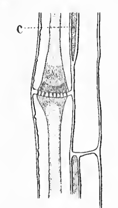


Fig. 52. — Tube criblé et cellules-compagnes dans le pédoncule d'une grappe de raisin. On voit le protoplasma pariétal, car le contenu interne est contracté contre le crible et se montre nettement indépendant de cette couche protoplasmique (d'après Lecomte).

La nature albuminoïde du contenu des vacuoles est assez facile à caractériser par les réactions colorantes d'une part, et principalement par le procédé de Ch. Darwin (1), employé plus tard par de Vries (2). La coupe est plongée dans une solution de carbonate d'ammoniaque contenant de 1 p. 10 à 1 p. 100 d'eau ; si les vacuoles contiennent des matières albuminoïdes, il se forme des granulations grisâtres qui s'agglomèrent peu à peu en masses ; elles sont solubles dans l'eau.

La quantité de substances albuminoïdes dissoute dans les vacuoles est très variable, de même que la consistance du contenu. Chez les Cryptogames vasculaires (de Janczewski, Poirault), de même que chez la plupart

(1) Ch. Darwin. — *The Action of Carbonate of Ammoniac on the Roots of certain Plants*. Journ. Linn. Soc. Londres, t. XIX, 1882.

(2) H. de Vries. — *Ueber die Aggregation im Protoplasma von* Drosera rotundifolia. Bot. Zeit., 1886.

des Monocotylédones et beaucoup de Dicotylédones, cette dissolution est presque complètement aqueuse. Au contraire, c'est un mucilage épais chez les diverses espèces de *Cucurbita*, *Tilia*, *Impatiens*, *Rhamnus*, *Humulus*, etc. (Lecomte[1]. Il résulte de cette consistance différente, que l'action de l'alcool donne un amas de gelée plus ou moins considérable. Il n'est d'ailleurs pas prouvé que le contenu des tubes criblés soit de composition constante ; il est plutôt vraisemblable que celle-ci varie suivant les époques de l'année et aussi suivant les conditions de nutrition de la plante.

Chez les Conifères, le développement du contenu des tubes criblés est à peu près analogue. Dans l'élément très jeune, le noyau d'abord unique se multiplie, et on peut en rencontrer jusqu'à quatre. Ces noyaux se résorbent progressivement pendant la formation de la plaque criblée ; ils se rétractent d'abord, deviennent d'une réfringence remarquable, puis disparaissent. Parfois le contenu se vide et ils offrent l'apparence de bulles qui ne persistent qu'un temps très court (*Larix*). Il ne reste plus alors qu'une mince couche de protoplasma pariétal, un peu plus épaisse au niveau des ponctuations criblées.

La vacuole centrale renferme un contenu de consistance liquide, qui, par l'action de l'alcool, se contracte en masses floconneuses aux deux extrémités de chaque élément. Ces masses se colorent en rouge vineux par l'iode et sont granuleuses.

Dans la couche protoplasmique, il existe aussi des granulations colorées en jaune (de Bary), que Strasburger considère comme des *leucoplastes*, plastides incolores, générateurs de la substance colorée en rouge vineux qui, voisine de l'amidon, est ce qu'on a appelé : *amylodextrine*, *glycogène transitoire*, etc.

Les tubes criblés ne sauraient être classés parmi les éléments morts, contrairement à l'opinion de Van Tieghem et à celle de Vuillemin, etc.

L'absence de noyau ne suffit pas, en effet, pour permettre cette hypothèse ; car on sait que chez quelques *Cucurbita*, l'*Impatiens japonica*, il est assez fréquent de retrouver ce corps dans le protoplasma pariétal (C, D, fig. 53). D'autre part, le mode de disparition du noyau n'implique pas l'absence complète de substance nucléaire dans le protoplasme ; les phénomènes de division nucléaire ayant plutôt pour effet, chez les Conifères, d'augmenter la quantité de cette substance à l'intérieur du tube criblé.

Il semble évident, en tous cas, que le protoplasma pariétal est

parfaitement vivant; cette hypothèse se trouve confirmée par l'examen attentif des faits. Tout d'abord ce protoplasma est en communication avec celui des cellules-compagnes par les cribles des parois latérales, et l'on ne saurait jamais considérer ces cellules comme des éléments morts. Si le protoplasma pariétal était inactif, comment pourrait-on expliquer la genèse des granules amylacés qu'il renferme?

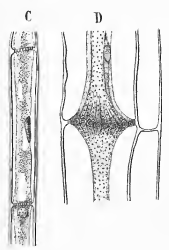



Fig. 53. — C, jeune tube criblé actif de *Lappa tomentosa* avec un reste de noyau; dans la cellule inférieure, on voit un gros globule de matière albuminoïde. D, fragment de tube criblé âgé de *Cuc. maxima*, possédant encore un noyau (d'après Lecomte).

Enfin, les mouvements protoplasmiques ont été signalés par beaucoup d'auteurs dans cette même couche, et l'on doit admettre avec H. de Vries et Lecomte, que le protoplasma circule constamment autour des vacuoles et devient le véhicule des substances nutritives (1). F. Czapek [19] pense aussi que la vitalité du protoplasma est nécessaire pour expliquer le transport des substances dans les tubes criblés, mais il ne croit pas à l'explication mécanique de ce transport par les mouvements protoplasmiques.

*Globules de matière albuminoïde dans les tubes criblés.* — La nature albuminoïde du contenu de la vacuole n'est plus mise en doute. Schimper (2) pense que ce contenu est toujours un liquide aqueux et ne se transforme en mucilage (*Schleim*) qu'au contact de l'air. Dans un grand nombre de plantes, on rencontre dans le protoplasma, surtout au voisinage des cribles, des globules de matière albuminoïde, très réfringents et faciles à distinguer. Chez les Dicotylédones, ils sont plus rares, quelquefois très volumineux (*Tilleul, Ronce*), parfois, au contraire, de dimension très réduite (*Vigne*).

(1) Lecomte, [58] p. 286.
(2) Schimper. — *Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze.* Flora, 1890, p. 261.

Ils se retrouvent habituellement en grand nombre chez les Monocodylédones (Graminées, Orchidées, etc.); mais ils sont surtout très abondants (fig. 26) chez tous les Cryptogames vasculaires (de Janczewski, Poirault).

*Acide cyanhydrique dans le tissu criblé.* — Récemment Treub [92] a signalé, dans les tubes criblés et les cellules-compagnes du *Pangium edule*, la présence d'acide cyanhydrique facile à caractériser par la réaction du bleu de Prusse. Cet intéressant travail éclaire d'un jour tout nouveau le rôle physiologique du liber, car la localisation si tranchée de cette substance est devenue le point de départ d'un certain nombre d'expériences, sur lesquelles nous ne tarderons pas à revenir. Outre la localisation de cette substance azotée dans le tissu criblé, Treub a montré qu'il existait en outre dans les parenchymes médullaire et cortical, des *cellules spéciales* qui en étaient remplies. Presque toutes les cellules du mésophylle de la feuille contiennent aussi de l'acide cyanhydrique, que l'auteur considère comme le point de départ de la synthèse des matières albuminoïdes dans les végétaux.

*Corpuscules amylacés dans les tubes criblés.* — C'est Briosi qui, le premier, a signalé la présence de l'amidon dans les tubes criblés. Sur 146 espèces étudiées, 129 ont montré des granules arrondis se colorant en rouge-brun par l'iode ; il n'en est pas de même chez les Monocotylédones, dont les tubes criblés paraissent toujours dépourvus de cette substance.

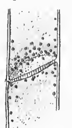


Fig. 54. — Tube criblé de *Ricinus communis*. Les granules amylacés sont plus gros que les ponctuations du crible (d'après Lecomte).

On a vu qu'il faut considérer cette dernière comme un état transitoire de l'amidon *(amylodextrine)* (1) et qu'elle se rapproche de la substance nommée *glycogène transitoire* par Errera (2).

Pendant l'hiver, les tubes criblés des organes aériens sont privés d'amidon, tandis que la quantité de cette matière augmente en notable proportion dans les organes souterrains.

(1) Belzung. — *Remarques rétrospectives sur les corps bleuissants et leur classification*. Journ. de Bot., 1892.

(2) Errera. — *Les réserves hydrocarbonées des Champignons*. C. R., 1885.

Mirande (65) a trouvé cette substance amylacée en grande abondance dans les tubes criblés des Cuscutes (fig. 55). Lecomte pense que la présence ou l'absence d'amidon dans les tubes criblés dépend de la structure anatomique du liber. Chez les divers *Tilia* où les tubes criblés, au moins dans la tige, sont étroitement emprisonnés entre les fibres, les granules amylacés sont rares.

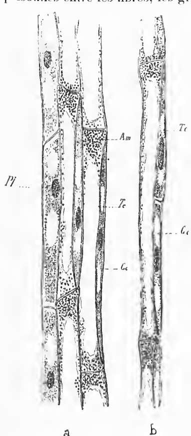



Fig. 55.— Portion de tube criblé de *Cuscuta japonica*. *Tc*, tubes criblés ; *Cc*, cellules-compagnes ; *Pl*, parenchyme libérien ; *Am*, substance amylacée rougissant par l'iode (d'après Mirande).

Il en est de même, chez presque toutes les Dicotylédones où les tubes criblés ne confinent pas à un parenchyme pourvu d'amidon, ou bien chez lesquelles on trouve des groupes de tubes rapprochés parallèlement, sans interposition de parenchyme *(Aristolochia Sipho)*. Certaines Dicotylédones aquatiques (*Menyanthes trifoliata*) renferment de l'amidon dans leurs tubes criblés, tandis qu'il n'en existe pas dans les parenchymes. Ceci peut s'expliquer par le fait que le parenchyme étant très lacuneux, les cellules ne se touchent que par une faible surface et ne peuvent guère servir au transport des substances assimilées.

Les granules amylacés des tubes criblés sont toujours inclus dans la couche de protoplasma pariétal et jamais dans la vacuole centrale. Le plus souvent, on les rencontre réunis en grand nombre (fig. 56, 37) aux extrémités des éléments du tube, près des cribles.

Ces fins corpuscules, en raison de leur petitesse, ont été regardés par Briosi et Kraus [12,53] comme devant franchir les ponctuations des cribles. Cette opinion

est erronée, car presque toujours ils sont de dimension supérieure à l'ouverture des pores criblés, et jamais on n'a pu observer depuis Briosi de grains d'amidon engagés dans les pores.

De plus, l'amidon existe dans les tubes criblés qui ne présentent pas de ponctuations, et il n'est pas du tout nécessaire de croire au transport direct de ces granules, pour admettre la migration des hydrates de carbone par les tubes criblés.

*Présence d'un ferment oxydant indirect* (leptomine) *dans les tubes criblés.* — Raciborski [78], en étudiant le ferment hydrolisant de la canne à sucre, vient de signaler tout récemment dans le liber des végétaux la présence d'une substance oxydante particulière. Si on détruit l'oxydase dans les morceaux de canne à sucre, soit par l'action de l'alcool ou celle de la chaleur à 60°, la coloration bleue par la teinture de gaïac qui caractérise ces substances, ne se produit naturellement plus; mais si l'on ajoute un peu d'eau oxygénée, la réaction se manifeste de nouveau avec une localisation toute différente. Tandis que, précédemment, la coloration intéressait les cellules des parenchymes, dans ces conditions nouvelles, elle affecte principalement la région libérienne. Un examen un peu plus attentif montre que la réaction atteint son maximum d'intensité dans les tubes criblés et les cellules-compagnes.

Bien que la coloration bleue ne soit pas limitée exclusivement au tissu criblé, Raciborski l'a toujours vue se produire plus franchement dans cette région, et chez toutes les plantes vasculaires étudiées.

Une réaction caractéristique de cette matière appelée *leptomine* (leptomin) par l'auteur, c'est la coloration bleu foncé que prend une coupe traitée par le naphtol α et l'eau oxygénée. Comme pour les hématies, on obtient une belle couleur bleue par la teinture de gaïac en présence de l'essence de térébenthine; cette analogie avec l'hémoglobine n'implique pas toutefois l'idée d'une parenté chimique.

Grüss a signalé aussi une diastase, que l'on retrouve dans les graines et dont la quantité augmente au moment de la germination. Bourquelot avait obtenu antérieurement des résultats ana-

*Bourquelot.* — Sur les ferments oxydants, etc.— Congrès de Moscou, in Journ. de Pharmacie et Chimie, 1897.

logues sur des graines de Maïs, et il rangeait cette substance parmi les *ferments oxydants indirects* appelés plus tard *peroxydases* par Linossier.

Après la mort des organes, la leptomine disparaît. Elle se rencontre aussi dans les laticifères, chez les Asclépiadées et les Apocynées : elle présente dans ces éléments secréteurs, comme dans les tubes criblés,une réaction d'une égale intensité. Dans le *Carica Papaya*, la coloration est plus marquée dans les laticifères, et chez quelques *Euphorbia*, eux seuls se colorent ; la partie criblée est dans ce cas dépourvue de leptomine.

La localisation de ce ferment est encore plus curieuse dans les racines des Orchidées : le liber, les cellules de passage non épaissies (Durchlasszellen) et les cellules qui relient ces dernières au liber, sont seules colorées.

De ses recherches, Raciborski conclut :

1° Il existe probablement dans toutes les plantes vasculaires, un corps oxydant (*leptomine*).

2° La leptomine est principalement localisée dans les éléments criblés et les laticifères dont la fonction est de véhiculer les matériaux nécessaires à l'édification des tissus des végétaux. Elle peut aussi se rencontrer dans quelques cellules des parenchymes.

3° La leptomine en solution se détruit à la température de 90° ; elle est soluble dans l'eau, la glycérine, insoluble dans l'alcool. On peut l'isoler à l'état de poudre blanche amorphe, détruite par les acides acétique et picrique, non attaquée par les alcalis dilués, tels que l'ammoniaque et l'eau de chaux.

4° Une solution de résine de gaïac additionnée d'eau oxygénée est colorée en bleu par la présence de leptomine comme par celle d'hémoglobine ou d'hémocyanine.

5° Dans la vie des plantes vasculaires, la leptomine paraît jouer un rôle analogue à celui de ces deux dernières substances, chez les animaux. C'est un véhicule chargé de porter l'oxygène destiné à la respiration interne. Son rôle est de procéder aux échanges d'oxygène entre les tissus environnants et les éléments qui le renferment.

Un mode de préparation de ce corps consiste à précipiter le suc des végétaux par l'acétate de plomb ou le nitrate de mercure. Le précipité contient, outre la leptomine, des bases organiques, des amides, etc. On enlève le métal par l'hydrogène sulfuré, on chasse

l'excès de ce dernier, puis on neutralise par le carbonate de sodium. On évapore et après plusieurs redissolutions, on obtient la leptomine sous la forme de poudre blanche amorphe.

A l'aide de la réaction du gaïac en présence de l'eau oxygénée, Raciborski dit avoir caractérisé des tubes criblés dans la région périphérique de la moelle d'un très grand nombre de végétaux des tropiques, dans lesquels ces éléments n'avaient jamais été signalés. Quant à la signification physiologique de ce corps, elle reste inconnue, et l'auteur pense qu'on ne peut encore émettre sur ce sujet que des hypothèses.

En résumé, la leptomine appartient à ce groupe de corps oxydants qui diffèrent des oxydases proprement dites et des autres matières oxydantes, en ce qu'ils possèdent la propriété de décomposer l'eau oxygénée et d'autres peroxydes.

Bourquelot, qui a le premier différencié ces oxydases, les appelle *ferments oxydants indirets* (1); il y a, en effet, une oxydation indirecte, puisque c'est après la décomposition préalable des peroxydes, qu'une partie de l'oxygène mise en liberté devient active et oxyde les corps voisins.

Le travail de Raciborski présente un très grand intérêt, car il montre que ce ferment est localisé de préférence dans les tubes criblés et les cellules-compagnes, et que le jour où cette oxydase sera mieux connue, nos connaissances sur le rôle physiologique du liber se seront accrues de faits nouveaux de la plus haute importance.

### § 2. — Cellules-compagnes.

Le contenu des cellules-compagnes n'a jamais fait l'objet d'aucune discussion. Tous les auteurs s'accordent pour conclure à sa

(1) A propos du travail de Raciborski, Bourquelot (*Journal de Phar. et de Chimie*, 15 avril 1899) fait remarquer que la présence de ferments oxydants directs dans les végétaux avait été signalée d'abord par Schönbein, puis par Bertrand et Bourquelot. Une observation nouvelle de ce genre est due à Lépinois, en ce qui concerne l'Aconit et la Belladone (*J. de Phie et de Chie, février 1899*).

Les réactions caractéristiques des oxydases indirectes avaient été exécutées de même sur certaines graines par Bourquelot, et en 1895, Grüss a mentionné que l'on pouvait obtenir *dans le liber* une coloration bleue par l'action de la teinture de gaïac et de l'eau oxygénée. Pour éviter l'emploi d'expressions impropres ou inexactes (*peroxydase*, *Leptomin*, etc.,), Bourquelot propose de désigner tous les ferments de ce groupe, sous le nom générique d'**anaéroxydases** indiquant simplement que leur action oxydante ne se fait pas avec l'intervention de l'oxygène de l'air (*Note ajoutée pendant l'impression*).

nature albuminoïde. Ces éléments sont *toujours dépourvus de matières amylacées* même quand les tubes criblés contigus en renferment. Le protoplasma est abondant, granuleux, très riche en matières albuminoïdes, et contient des vacuoles autour desquelles il circule activement. Ce contenu est bien plus résistant à l'hypochlorite de sodium que celui des cellules de parenchyme libérien. Malgré le faible volume de ces éléments, leur noyau présente généralement *un développement exagéré*. Ce fait est surtout caractéristique chez les Monocotylédones ; le noyau s'allonge parfois considérablement et prend la forme d'un cylindre(*n*, fig. 56, B) qui occupe plus de la moitié de la longueur de la cellule.

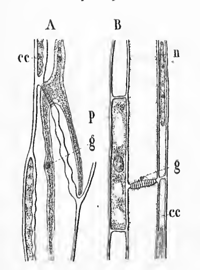


Fig. 56. — A, très longue cloison criblée chez *Rubus*, avec un seul crible. B, tubes criblé de rhizonme de *Convallaria maialis* ; *cc*, cellules-compagnes ; *g*, globules de matière albuminoïde ; *n*, noyau très allongé des cellules-compagnes ; *p*, cellule de parenchyme libérien (d'après Lecomte).

A. Fischer pense que cette hypertrophie du noyau a pour but de permettre à ces cellules d'élaborer les substances albuminoïdes qui passent ensuite dans les tubes criblés.

Malheureusement, ceci n'est qu'une pure hypothèse et dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons que constater le fait sans trouver une explication physiologique réelle.

### § 3. — Cellules albuminifères.

Ce sont les cellules à contenu albuminoïde différenciées au milieu du parenchyme libérien des Conifères, et que nous avons décrites longuement dans un chapitre précédent. Ces cellules sont parfois disposées au bord des rayons médullaires ; elles sont, d'après Strasburger, au point de vue physiologique, homologues des cellules-compagnes, et d'ailleurs leur contenu rappelle celui de ces derniers éléments. Le protoplasma est abondant, rempli de matières albuminoïdes, et le noyau est toujours sensiblement plus

gros que le noyau des cellules ordinaires du parenchyme libérien; on n'y rencontre jamais non plus de substances amylacées.

---

### B. — Partie non criblée.

#### § 1. — Parenchyme libérien.

Les cellules du parenchyme libérien sont caractérisées par la présence presque constante de véritables grains d'amidon bleuissant par l'iode. On peut les considérer comme des magasins de réserve des substances hydrocarbonées (amidon, sucres, glucosides, tannin, etc.).

Les diverses réactions chimiques colorées de ces corps permettent de les mettre en évidence. Le tannin apparaît généralement dans la région des tubes criblés morts, dans les cellules qui contenaient primitivement de l'amidon.

Les cellules jeunes du parenchyme libérien perdent peu à peu leur contenu protoplasmique et ne conservent bientôt plus qu'un revêtement pariétal de faible épaisseur entourant de toutes parts une grande vacuole centrale. A l'intérieur de cette vacuole dont le contenu est liquide, il n'est pas rare de trouver un cristal d'oxalate de calcium.

Les grains d'amidon, quand ils existent, sont situés dans la couche protoplasmique; leur nombre est d'autant plus élevé dans le parenchyme libérien que le parenchyme cortical de la tige est moins développé ou exfolié progressivement par formation successive de péridermes.

*Cellules cristalligènes.* — Comme nous avons vu précédemment, les différents modes de formation de ces cellules et leur répartition, il n'y a pas lieu d'insister ici.

#### § 2. — Eléments scléreux.

Les cellules libériennes peuvent se transformer par dépôt de couches successives de cellulose à l'intérieur, en éléments courts (cellules scléreuses) ou allongés (fibres). Cet épaississement de leur membrane rend ces éléments, à l'état adulte, à peu près impropres aux échanges avec les cellules voisines. Leur contenu protoplasmique persiste assez longtemps dans les cellules scléreuses, dont les parois sont finement ponctuées; il est extrêmement réduit dans les fibres.

---

## CHAPITRE VI.

### Signification physiologique des divers éléments du liber.

On admet aujourd'hui que la fonction physiologique du tissu criblé consiste principalement dans le transport et la répartition des substances élaborées destinées à la nutrition de la plante. Dès que l'on eut présumé l'ascension de l'eau du sol par les vaisseaux du bois, il sembla tout naturel d'admettre la circulation des substances nourricières par les canaux du liber. Hartig croyait que le suc nutritif venu du sol par les fibres ligneuses arrivait ainsi aux feuilles où il se transformait en *sève primitive* « primitiver Bildungsaft ». Celle-ci pénétrait dans le tronc par les éléments criblés des couches libériennes, et, probablement à l'aide des rayons médullaires, était répartie dans l'écorce et la moelle pour constituer des matériaux de réserve.

L'emmagasinage de ces produits dans la plante avait lieu de bas en haut; il admettait ensuite que, devenus solides, ils hivernaient sans transformation, pour se dissoudre au printemps suivant, et devenir une sorte de *sève secondaire*, « secundärer Bildungsaft», par un processus analogue à celui de la germination dans l'embryon. Ce suc secondaire fluide se mêlant au suc brut, ascendant, venant de la racine, tous deux serviraient à la croissance des pousses foliacées ou florales nouvelles. En descendant, ce suc est

(1) Voir à ce sujet : *Lecomte* [56, 60].

utilisé pour la formation du liber et du bois et se fixe transitoirement dans le cambium.

Pendant très longtemps, aucun botaniste ne chercha à donner des preuves expérimentales de cette circulation.

Les décortications annulaires,entraînant la formation d'un bourrelet volumineux à la lèvre supérieure de la plaie,furent les seules expériences entreprises, et l'apparition de ce bourrelet a paru pour beaucoup de personnes une preuve évidente et irréfutable, de la marche descendante des matériaux élaborés, par la voie des tubes criblés.

Ces décortications annulaires ont été répétées par un nombre considérable de savants, et les observations qui découlent de ces expériences ont donné lieu à des interprétations nombreuses et très différentes.

Hanstein a montré : 1° que si on met dans le sol une bouture à la partie inférieure de laquelle on a enlevé un anneau d'écorce, les racines apparaissent au-dessus de cette décortication ;

2° Que la bouture étant déjà enracinée, si l'on fait une opération analogue au-dessus de ces racines, celles-ci meurent et il en apparaît de nouvelles dans la région située au-dessus de la zône annulaire enlevée ;

3° Que chez les plantes à faisceaux bicollatéraux, la même opération donne lieu à la formation de racines aux bords supérieur et inférieur de la plaie, et que les racines inférieures sont d'autant plus vigoureuses que le liber interne est mieux développé.

On peut conclure de ces expériences que le tissu criblé est bien chargé de conduire les substances nutrives qui permettent la poussée des racines, et que ces substances ne viennent pas du sol.

Malheureusement et malgré quelques observations incidentes de Trécul, de Sachs, il n'existe encore *aucune preuve directe* du transport des matériaux élaborés dans les éléments libériens, et l'on ne sait pas encore à cette époque, quel est l'élément spécialement conducteur du liber. Les expériences de Fischer et Lecomte apportent au contraire, une certaine lumière sur ces diverses questions.

Si l'on opère des décortications en anneau sur des branches bien développées après l'entier épanouissement des feuilles : le résultat le plus frappant, est l'exagération dans la production des fleurs et des fruits ; ces derniers dépassant de beaucoup la gros-

seur normale. Ce fait montre avec évidence, que les substances nutritives s'accumulent en plus grande quantité dans la région située au-dessus de la zône décortiquée.

Plus tard, les feuilles jaunissent et tombent, et dans les années suivantes, si les deux lèvres de la plaie ne se sont pas rejointes, la conséquence fatale de l'opération sera la mort de l'organe au-dessus de l'anneau décortiqué.

Les manifestations locales de la décortication annulaire sont les suivantes :

1° Formation de deux bourrelets aux abords de la plaie, le bourrelet supérieur étant toujours plus développé ;

2° Accroissement de la branche en épaisseur au-dessus de la zone mutilée, bien supérieur à celui de la portion inférieure de cette branche.

L'interprétation de ces deux phénomènes est tout à fait concordante, et l'accroissement porte surtout sur les tissus du liber et de l'écorce.

Si on gratte, comme l'a fait Lecomte, la partie corticale d'une même branche (*Vitis*, *Tilia*, etc.), jusqu'aux premières fibres, la région libérienne est ainsi respectée, et la mutilation montre :

1° Que les bourrelets subéreux des deux lèvres de la plaie sont d'épaisseur sensiblement égale ;

2° Qu'il n'y a pas d'inégalité d'accroissement de la tige ;

3° Que l'amidon s'accumule dans les cellules de l'écorce au-dessus de la décortication.

Ces faits, beaucoup mieux que les premiers, prouvent que le liber possède des propriétés essentiellement conductrices pour les substances nourricières des plantes.

Strasburger, qui a répété un certain nombre d'expériences analogues, est tout à fait d'accord avec Lecomte. Il démontre de plus que les matières albuminoïdes peuvent aussi se trouver entraînées par les rayons médullaires avec les hydrates de carbone, dans les voies conductrices ligneuses. Le suc aqueux des vaisseaux se charge alors de substances nourricières azotées, et pour lui ce phénomène est général chez toutes les plantes ligneuses, particulièrement dans les années fructifères.

Treub [92], ayant obtenu des réactions colorées très nettes dues à la présence de l'acide cyanhydrique dans les tubes criblés du

*Pangium edule*, a refait quelques expériences de décortication annulaire.

Si l'on examine, après un certain temps, les tiges ayant subi cette opération, on constate au-dessous de l'incision que l'acide cyanhydrique a disparu. Malgré cela, plusieurs cellules-compagnes contiennent encore de la matière albuminoïde, dans la zone interne du liber, mais cette matière disparaît bientôt, tandis qu'elle persiste dans la zone externe.

La disparition de l'acide cyanhydrique indique que ce principe azoté existe avant la formation des albuminoïdes transportés et mis en réserve. Il semble donc bien que le liber est chargé de conduire au loin les substances élaborées dans la feuille, et dans le cas des expériences de Treub, le résultat fourni par l'examen du contenu présente, par suite de la facilité des réactions, une signification importante.

Blass, puis Frank, interprétant à leur façon certaines expériences semblables, ont cru devoir conclure que les tubes criblés n'avaient aucun rôle dans le transport chez les végétaux, et qu'ils étaient de simples magasins de substance de réserve.

Lecomte, Haberlandt, Strasburger, Pfeffer, Scott et Brebner, etc., s'élèvent contre les conclusions de ces deux auteurs.

Les observations de Treub constituent, en particulier, la réponse la plus claire et la plus précieuse à leurs assertions (1) ; car elles démontrent d'une façon indubitable le transport de l'*acide cyanhydrique* dans le tissu criblé. Formé dans le limbe des feuilles, ce corps est conduit par le liber vers tous les endroits où la présence d'une assez grande quantité de substances plastiques azotées est nécessaire.

Les décortications annulaires du pétiole arrêtent ce transport, et l'acide cyanhydrique s'accumule alors dans la feuille. Cet auteur pense aussi que, dans les tissus très jeunes, les jeunes fibres péricycliques jouent le rôle d'éléments conducteurs des produits azotés.

Cette assertion mérite d'être confirmée ; il serait bon de s'assurer, comme l'a fait Léger, que, dans les éléments de la région dite péricyclique, il n'apparaît pas de très bonne heure des tubes criblés.

(1) Treub [92], p. 36-41.

Nous savons, en effet, que d'ordinaire les tubes nacrés sont les premiers organes différenciés dans les méristèmes, et que, faute de s'être aperçu de leur présence, on a souvent donné le nom de sclérenchyme péricyclique à un tissu d'origine libérienne.

Aux preuves du transport des substances par le liber, que fournit l'interprétation des expériences de décortication ou pincement annulaire, LECOMTE croit pouvoir ajouter un certain nombre d'autres observations positives. C'est ainsi qu'une section transversale d'une jeune tige amène l'accumulation sur les faces des cribles, du contenu muqueux des tubes criblés, et qu'il se produit dans la région libérienne un écoulement de sève toujours franchement apparent. Le phénomène ne peut être dû qu'à la circulation des matériaux vers la section.

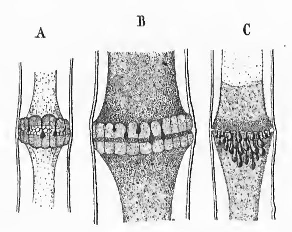



Fig. 57. — Différents cribles de *Cucurbita*, montrant les boutons muqueux qui traversent les cribles (d'après LECOMTE).

L'observation directe du passage des contenus à travers les cribles de certaines plantes est sans contredit le meilleur argument ; et précisément, LECOMTE a remarqué maintes fois l'existence des boutons muqueux traversant les cribles et pénétrant d'un tube dans l'autre.

La fig. 57 montre nettement chez la Courge des espèces de gouttelettes allongées traversant les cribles et pénétrant sur une grande longueur dans le contenu du tube voisin.

Au printemps, dans les plaques calleuses de la Vigne, on voit aussi des boutons de même nature s'insinuer dans les stries des

plaques calleuses et s'y creuser de véritables canaux de communication.

Ainsi donc, le tissu criblé est un tissu conducteur spécialement réservé aux substances autres que l'eau, et, dans la tige, le sens du courant est descendant.

Les tubes criblés ne jouent jamais le rôle de magasins de réserve, puisque c'est pendant l'hiver que leur contenu est le plus pauvre.

Mais la direction descendante du mouvement des matières dans les tubes criblés ne saurait être absolue. On pourrait émettre comme principes à cet égard : 1° Que les produits de l'assimilation sont véhiculés par les tubes criblés, pour être amenés dans les endroits où leur besoin se fait sentir ; 2° que le sens du transport est déterminé par la position de l'endroit d'utilisation par rapport à celui de formation.

Strasburger n'admet en aucune façon dans les tiges, le transport ascendant des substances azotées par les tubes criblés.

Après de nombreuses expériences de décortication, de pincement, faites sur des inflorescences, il en déduit que ces opérations n'empêchent pas le développement et la maturation des fruits. Il pense que les matériaux nutritifs proviennent du liber par les rayons médullaires, et que, de là, ils sont entraînés par le flux aqueux ascendant dans les vaisseaux.

Il semble admettre cependant que, dans ce cas, les tubes criblés peuvent conduire les matériaux dans le sens ascendant.

Le rôle conducteur des tubes criblés paraît donc bien établi, mais l'on doit encore se demander quel est le mécanisme intime de ce transport des substances à travers les parois criblées.

Nous pouvons dire de suite, qu'on n'a émis jusqu'ici que des séries d'hypothèses sur cette question si controversée.

Pendant tout le temps que dure leur fonction spéciale, les tubes criblés sont des organes vivants, comme l'a démontré Lecomte ; il est tout naturel de penser que la vitalité propre du protoplasma qui entoure la vacuole centrale, est un des facteurs principaux du transport des substances élaborées, dans le canal que forment les éléments du tube criblé.

Si cet organe, comme le veulent Sachs, Van Tieghem, etc., était mort, il ne resterait plus pour expliquer la marche des matériaux que l'intervention de simples phénomènes de diffusion, entretenus par la consommation progressive des substances amenées à leurs endroits d'utilisation.

Mais la diffusion est un phénomène extrêmement lent. Même excité par l'appel dû à l'utilisation immédiate des matériaux dans les endroits où la croissance est très active, il devient insuffisant si l'on veut expliquer la migration rapide, dès lors nécessaire. Les expériences de Stephan (1), H. de Vries (2), sont tout à fait concluantes à cet égard.

Les phénomènes de diffusion jouent cependant, en toute certitude, le rôle le plus important dans le transport des substances nutritives, mais un certain nombre de circonstances viennent modifier les conditions ordinaires, et influer heureusement dans le sens d'une activité plus grande des échanges.

C'est ainsi que les variations de température ne sont pas réparties également entre les différents membres de la plante ; les parties souterraines ne subissent pas les influences extérieures avec autant d'intensité que les parties aériennes.

A ce premier facteur, s'ajoute la tension considérable des liquides à l'intérieur des éléments du tissu criblé ; enfin, comme nous l'avons vu, la destruction des substances en certains endroits où les tissus s'accroissent rapidement, joue également un rôle évident. Ces circonstances réunies sont, sans aucun doute, d'un effet considérable sur l'accroissement en rapidité du phénomène de diffusion.

Quoiqu'il en soit, la présence d'un protoplasma vivant dans le tube criblé en activité, et la disparition du contenu du tube, consécutive à la résorption du protoplasma, permettent de penser aussi que ce dernier est d'une utilité incontestable dans le mouvement du contenu. Bien que Czapek [19] soit d'un avis contraire, nous pensons avec Lecomte, que la vitalité du protoplasma pariétal des tubes criblés est une nécessité qui s'impose, quand on veut expliquer le rôle de ces éléments, que cette vitalité soit propre à la couche protoplasmique elle-même ou qu'elle l'emprunte aux cellules voisines avec lesquelles elle se trouve en relation par les cribles latéraux (Pfeffer) (3).

La couche de protoplasma pariétal des tubes criblés, peut aussi

(1) *Stephan.* — Sitzb. d. k. Wiener Acad., 1879, II.

(2) *H. de Vries.* — *Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze* Bot. Zeit., 1885. — — Id. Maanblad woor naturwetenschappen, II, Reihe, 1884.

(3) Pfeffer. — Pflz.-physiologie, 1897, p. 593.

présenter une autre utilité. Elle est en effet continue, et s'applique aussi bien sur les cribles des parois transversales que longitudinales. Ne pourrait-on penser qu'elle joue dans les échanges avec les cellules-compagnes ou les éléments physiologiquement équivalents, un rôle analogue à la couche périphérique du protoplasma des jeunes cellules parenchymateuses en voie de croissance, dans lesquels les échanges intercellulaires sont très importants.

On peut encore croire avec Strasburger, qu'elle s'oppose au retour des substances qui se sont répandues dans les cellules-compagnes et accumulées dans les tissus environnants ainsi qu'à la diffusion du contenu dans les éléments voisins.

La disparition précoce du noyau des éléments du tube criblé possède aussi une signification qui nous échappe.

La question se pose de savoir :

1° Si cette disparition est totale ; 2° si au contraire la substance nucléaire n'est pas diffusée au milieu du protoplasme pour y jouer un rôle plus efficace.

Strasburger penche vers cette dernière hypothèse, s'appuyant sur ce fait que, chez les Conifères, la disparition du noyau est précédée d'une multiplication de ce corps qui peut donner jusqu'à quatre noyaux-filles.

L'utilité du cal est aussi l'un des points controversés de la physiologie du contenu des tubes criblés. Tout ce que l'on sait, c'est que le cal ne saurait être considéré comme un produit de réserve; sa présence dans les feuilles tombées suffit pour affirmer cette manière de voir.

Mais quelle est la signification de sa dissolution lente et de sa disparition le plus souvent complète, après la mort de l'organe ? La question n'est pas encore élucidée.

Il nous reste maintenant à insister de nouveau sur deux points particuliers de la physiologie du tube criblé :

1° Les tubes criblés servent-ils exclusivement au transport des matières albuminoïdes ? 2° Les ponctuations criblées sont-elles ouvertes dans la période de différenciation maximum des tubes criblés, et cette ouverture des pores est-elle nécessaire pour le bon fonctionnement physiologique de ces éléments conducteurs ?

Sans revenir aux discussions exposées précédemment, nous voulons simplement préciser l'état de la question d'après les travaux les plus récents.

De nombreuses recherches ont montré que la vacuole des tubes criblés était remplie de substances albuminoïdes ; de plus, il est admis que ces éléments servent principalement au transport des composés organiques azotés. Lecomte paraît même pouvoir affirmer, que la migration des composés ternaires (hydrates de carbone) se fait par des échanges successifs entre les éléments du parenchyme libérien, qui est incontestablement leur lieu d'élection plus spécial. Strasburger pense que ce transport a lieu par les tissus qui forment les gaînes des faisceaux ; l'endoderme (*Phlœoterma* de Strasburger) ne prend jamais part à ce mouvement, et l'amidon qu'il contient est une réserve locale. Pour ce savant, les produits d'assimilation azotés sont seuls conduits par les tubes criblés, dans le sens descendant, et une petite quantité se trouve entraînée après la répartition due au liber, dans le flux aqueux des vaisseaux, à destination des points végétatifs et des inflorescences.

Czapek admet que la véhiculation des substances ternaires et quaternaires se fait par les tubes criblés et les cellules particulières disposées en files longitudinales, dites *cambiformes ;* il est regrettable que des expériences concluantes ne viennent pas à l'appui des théories de cet auteur.

Mais il nous semble qu'on peut envisager cette question, dans l'état actuel de nos connaissances, à un plus large point de vue.

Tout le monde sait que la feuille est le laboratoire où se forment les substances destinées à la nutrition de la plante ; de plus, il est certain que les différents composés chimiques que l'on peut rencontrer plus tard dans les divers organes de cette dernière, n'ont pas tous pris naissance intégralement dans les cellules chlorophylliennes. On est donc obligé d'admettre que les réactions chimiques commencées sous l'influence de l'assimilation, se continuent encore pendant quelque temps dans le sein même du végétal.

Les substances nutritives, au fur et à mesure de leur formation, sont puisées par les *cellules de passage* qui représentent le tissu criblé dans les terminaisons vasculaires. Elles sont ensuite transmises aux tubes criblés eux-mêmes, et finalement entraînées dans la circulation.

C'est ici que se pose la question de savoir si les hydrates de carbone prennent le même chemin que les albuminoïdes ?

On a pu constater la présence de glucose et de substance amylacée dans les tubes criblés, mais si l'on considère l'énorme quantité relative d'amidon contenu dans le parenchyme libérien, il est bien difficile d'admettre que cette substance provient des tubes criblés. D'ailleurs, les derniers ne sont jamais en relation directe par des ponctuations spéciales avec les cellules libériennes; néanmoins, la présence d'hydrates de carbone n'est pas impossible dans les tubes criblés, et la quantité que l'on peut y rencontrer doit être en rapport avec les conditions biologiques de la plante (âge, saison, variations extérieures), et aussi avec les conditions physiologiques spéciales de l'organe lui-même. Il semble donc que les hydrates de carbone, dont la présence ne fait aucun doute dans les tubes criblés de la plupart des végétaux, n'existent pas dans ces organes en quantité suffisante,pour expliquer l'emmagasinage de ces substances dans les tissus voisins, et que leur migration, par un processus différent de celui des substances albuminoïdes, est absolument nécessaire.

Quant aux albuminoïdes transportés par les tubes criblés, il va sans dire que leur nature varie non seulement avec le végétal, mais il est probable qu'elle change aussi pendant le trajet qu'ils ont à parcourir entre le lieu de formation et celui d'utilisation. Nous avons vu que Treub admet que l'acide cyanhydrique est pour certains végétaux la substance azotée nécessaire à la croissance de l'individu. Cet auteur incline même à penser que ce corps azoté à formule si simple constituerait le premier mode de fixation de l'azote, par l'intermédiaire duquel on atteindrait plus tard la formule si complexe et si variable des composés albuminoïdes. Il y a dans cette voie un certain nombre de recherches à faire pour confirmer les belles déductions du savant botaniste de *Buitenzorg*.

D'autre part, la présence d'une oxydase, ou plutôt d'un ou plusieurs *ferments oxydants indirects* dans les tubes criblés, est un fait hors de doute, depuis les observations de Raciborski. Cette constatation est d'une importance physiologique réelle.

On est amené à tirer de l'ensemble de ces faits,un certain nombre de conclusions que nous formulerons ainsi :

1° Les tubes criblés sont des éléments conducteurs ; le sens du transport,presque toujours descendant,peut être réglé par la position de l'endroit d'utilisation des substances conduites. Le contenu des tubes criblés est toujours albuminoïde ; l'on peut rencontrer

cependant quelques hydrates de carbone (glucose, granules amylacés) dans le protoplasma périphérique.

2° Les substances albuminoïdes, utilisées plus tard dans les endroits d'accroissement de la plante, ne sont pas entièrement formées dans la feuille. Il apparaît des produits azotés, tels que l'acide cyanhydrique chez beaucoup d'espèces (*Pangiées*, certaines *Aroïdées*, etc.), qui peuvent être utilisés sous cette forme, ou subir pendant le transport par les tubes criblés, des modifications chimiques profondes et spéciales pour chaque espèce.

3° La présence d'un ferment oxydant dans le tissu criblé de presque tous les végétaux vasculaires, vient à l'appui de l'hypothèse précédente.

4° Une petite quantité d'hydrates de carbone peut être entraînée par les tubes criblés ; mais on n'y rencontre jamais d'amidon qui donne la réaction bleu-violacé par l'iode ; cette substance est probablement ce qu'on a appelé *érythrodextrine* ou *glycogène transitoire*.

5° Il serait intéressant de rechercher les relations qui peuvent exister entre la présence ou l'absence des hydrates de carbone dans le tube criblé, avec la formation et la disparition du revêtement nacré de la paroi longitudinale ou de la plaque calleuse.

Voyons maintenant quelle peut être l'importance de la perforation des cribles dans le transport des substances élaborées ; l'existence de cette perforation est-elle constante ?

Chez les Dicotylédones, nous avons vu que pour la plupart des auteurs, cette perforation n'est pas douteuse dans un certain nombre de cas (*Cucurbita*, *Tilia*, *Vitis*), et Lecomte, dont les recherches se font remarquer par l'esprit de méthode et le soin apporté au choix des matériaux et des réactions, émet cependant un doute. « J'ai cru voir, dit-il (1), chez le *Cucurbita melanosperma*, après l'action de l'eau de Javelle, une membrane extrêmement délicate, ne se colorant pas comme la cellulose et occupant les mailles des cribles ». Cependant, c'est lui qui a le mieux aperçu les filaments muqueux et les gouttelettes mucilagineuses traversant les cribles, aussi ajoute-t-il à cet égard : « Mais il faut bien remarquer que le même aspect pourrait être produit, si les mailles étaient encore occupées par une membrane extrêmement ténue de

(1) Lecomte [58], p. 249.

substance très perméable. » Il nous semble en effet, que cette manière de voir doit être bien près de l'exacte vérité, car on sait aujourd'hui, d'après Léger (1), que les mailles de la paroi criblée sont de nature pectique, c'est-à-dire parfaitement perméables. Au point de vue physiologique, la perforation réelle des cribles est devenue d'une importance secondaire, puisqu'elle ne saurait être un obstacle réel au courant circulatoire du tube criblé. La consistance plus ou moins fluide des substances nutritives de la vacuole, paraît seule exiger des perforations ; tel est le cas de la Courge, dont le contenu des tubes criblés est franchement mucilagineux.

Dans beaucoup d'Angiospermes, on doit considérer la partie centrale des mailles primitives de la plaque criblée comme une région extrêmement étroite où la résistance à la circulation est réduite à son minimum ; la plupart du temps elle est indiquée par des filaments muqueux, dont l'existence est le plus souvent visible même à travers la plaque calleuse (fig. 57).

Chez les Gymnospermes, Strasburger admet l'obturation complète des pores criblés à l'aide du nodule central. On sait que ce nodule central n'est, pour cet auteur, que la portion de la membrane primitive qui se serait considérablement renflée. Le contenu des tubes criblés des Conifères est toujours très aqueux, et la présence de ce bouchon obturateur, évidemment très perméable, n'est pas non plus un véritable obstacle à la circulation du suc, à travers cette membrane excessivement mince et gonflée.

Si la petite membrane entrevue par Lecomte chez les Angiospermes existe réellement, les phénomènes sont entièrement comparables chez toutes les Phanérogames ; de plus les rapprochements sont faciles à concevoir avec les ponctuations si réduites (sorte de communications protoplasmiques) que l'on rencontre chez les Cryptogames vasculaires.

*Cellules-compagnes.* — Le rôle physiologique des cellules-compagnes a fait l'objet de discussions presque aussi nombreuses que celles qui se sont élevées à propos des tubes criblés.

Parmi les hypothèses émises sur leur signification, nous devons signaler les suivantes :

1° Les cellules-compagnes sont des organes destinés à puiser

(1) L.-J. Léger [61], p. 68-69.

dans le contenu des tubes criblés les matériaux nutritifs, pour les répartir dans les tissus voisins.

2° Les cellules-compagnes sont des éléments dans lesquels s'élaborent les substances qui seront ensuite déversées dans les tubes criblés (Sachs).

3° Elles ne sont pas des éléments conducteurs, mais bien des magasins de réserve.

L'ensemble des faits exposés précédemment prouve de suite que, pas plus que les tubes criblés, les cellules-compagnes ne sont des magasins de substances de réserve. L'idée de Sachs, inexacte dans le sens de l'auteur, peut recevoir cependant une autre interprétation. La présence d'un ferment oxydant indirect montre en effet que, dans ces cellules comme dans les tubes criblés et quelques autres éléments spécialisés, l'élaboration des substances continue à se produire.

La première conception est évidemment celle que l'on doit considérer comme la plus proche de la vérité; l'interprétation des rapports anatomiques de ces cellules avec les tubes criblés et les rayons médullaires la confirme absolument. La nature albuminoïde du contenu est d'ailleurs identique.

Les cellules-compagnes, découpées en segment dans l'élément même du tube criblé, ne communiquent pas par leurs extrémités supérieure et inférieure, de telle sorte qu'elles ne sauraient être regardées comme des éléments de transport.

Quand elles arrivent à se toucher par ces extrémités et à se cloisonner transversalement et longitudinalement, elles constituent une sorte de *tissu cambiforme*, et l'on peut admettre qu'elles ont dans ce cas, un rôle conducteur secondaire; leur fonction s'ajoute à celle du tube criblé.

Dans les nervures des feuilles, ces cellules-compagnes acquièrent une dimension d'autant plus grande que le tube criblé perd de son importance. Il est évident que ces éléments deviennent, sur un certain parcours de la terminaison vasculaire, l'élément prépondérant du tissu criblé.

On sait qu'à l'extrémité de la plus fine ramification des nervures, le tube criblé et la cellule-compagne sont remplacés par leur cellule-mère (*cellule de transition*) qui ne subit plus aucune division.

Le rôle des cellules-compagnes est ici l'inverse de celui qu'elles étaient appelées à remplir dans les endroits d'utilisation des sub-

stances élaborées. L'hypothèse de Sachs est ainsi réalisée dans les terminaisons vasculaires : les cellules-compagnes ainsi que les *cellules de passage ou de transition* sont chargées de puiser les matériaux en voie d'élaboration dans le mésophylle de la feuille, pour les déverser dans les tubes criblés.

Là encore, comme chez ces derniers éléments, *le sens de la migration des substances albuminoïdes est indiqué par les rapports de position, entre l'endroit de formation et celui d'utilisation de ces matériaux.*

*Cellules albuminifères.* — Les cellules-compagnes n'existent pas chez les Gymnospermes ni chez les Cryptogames vasculaires; elles sont remplacées au point de vue de la fonction physiologique par des éléments spéciaux que nous avons nommés, d'après Strasburger, cellules albuminifères.

Les relations histologiques de ces cellules avec les tubes criblés et leur répartition dans le liber et les rayons médullaires ne laissent aucun doute sur le rôle qu'elles ont à remplir.

Comme les cellules-compagnes des Angiospermes, elles sont chargées de puiser dans les tubes criblés, les substances albuminoïdes qu'elles portent ensuite par les rayons médullaires, au cambium et même à la région ligneuse, en un mot là où l'utilité de ces matériaux se fait sentir.

*Parenchyme libérien.* — Tous les auteurs sont d'accord pour attribuer au parenchyme libérien, le rôle de magasin de réserve spécialement destiné aux substances hydrocarbonées, et en particulier à l'amidon; d'où le nom de parenchyme amylifère, sous lequel on le désigne parfois. La disposition en files radiales et longitudinales des éléments qui le constituent, ainsi que les ponctuations simples dont les parois sont le plus souvent garnies, font penser qu'il existe entre les cellules de ce tissu des échanges très actifs. C'est ainsi que s'effectue la migration des hydrates de carbone, et leur mise en réserve pour les besoins de la consommation ultérieure de la plante. Chez les plantes auxquelles les matériaux albuminoïdes sont nécessaires pour une utilisation ultérieure, on rencontre fréquemment ces substances mises en réserve dans les cellules du parenchyme libérien (1) (*Alnus glutinosa*, *Populus alba*, *Lycium barbarum*, *Humulus lupulus*).

(1) Csapek [19] loc. cit.

On sait comment le produit d'excrétion le plus répandu chez les végétaux, l'oxalate de calcium, se dépose sous les formes les plus diverses, dans certaines cellules de ce parenchyme. Quand il se trouve réuni dans des cellules spéciales, on les a nommées *cellules cristalligènes* : mais fréquemment il cristallise çà et là sans ordre, soit à l'intérieur des cellules, soit sur les parois des éléments sclérifiés, ou en fines aiguilles (raphides) dans des cellules à contenu mucilagineux.

*Fibres libériennes; cellules scléreuses*. — Ces éléments ont sans contredit, dans la grande majorité des cas, une signification mécanique. Ce rôle de protection et de soutien est évidemment très apparent, dans de nombreuses espèces, *Malvacées*, *Conifères*, etc., et reste surtout dévolu aux rangées concentriques de fibres libériennes ou aux amas coiffant la pointe des faisceaux libériens, vers l'écorce.

Strasburger fait simplement remarquer que la signification mécanique ne doit pas toujours être accordée aux cellules scléreuses.

Chez les Abiétinées, par exemple, il refuse toute signification semblable aux larges éléments scléreux, qui doivent plutôt nuire au tissu dans lequel ils sont plongés. Dans ce cas, il convient peut-être de les considérer comme des endroits spécialisés, où la plante localise une surproduction de cellulose, due à l'activité considérable des cellules albuminifères. Ces larges cellules seraient un simple dépôt de cellulose inutilisable ; on peut aussi y rencontrer de l'amidon.

Si maintenant nous envisageons dans l'ensemble de leurs fonctions physiologiques les divers éléments du tissu criblé, il devient possible de réunir ces derniers en quatre systèmes différents :

1° Système de *transport* : Ce rôle est dévolu exclusivement aux *tubes criblés* en activité, et les substances transportées sont toujours de nature azotée, mêlées parfois de quelques hydrates de carbone.

2° Système de *répartition* : Il faut ranger dans ce système, les *cellules-compagnes* des Angiospermes et les *cellules albuminifères* des Gymnospermes et des Cryptogames vasculaires. Elles constituent les agents de distribution locale des matériaux pro-

venant des tubes criblés, par l'intermédiaire des *rayons médullaires*.

3° Système de *réserve* : C'est le *parenchyme libérien amylifère*, avec les *cellules sclérenses* considérées comme réservoirs de cellulose inutilisable, et en y réunissant les *cellules cristalligènes* ;

4° Système *mécanique* : Ce rôle est réservé aux fibres libériennes quand leur disposition est d'une réelle utilité mécanique à la plante.

---

CHAPITRE VII.

## Sur certains éléments du tissu criblé de *Mimosa pudica* considérés comme système de transmission des excitations (1).

---

On trouve dans le liber (Leptom) de la tige et du pétiole du *Mimosa pudica* des cellules allongées, tubuleuses, disposées en séries longitudinales. Ces cellules ont de 0,6 à $1^{mm}2$ de longueur sur $0{,}018^{mm}$ de diamètre environ. Leurs parois sont minces, molles, incolores et se colorent en violet foncé par le chloroiodure de zinc. Sur les parois longitudinales on voit des ponctuations simples, tandis que les parois transversales disposées plus ou moins obliquement, présentent une seule ponctuation très large, à contour arrondi, dont la membrane est percée d'un très grand nombre de fins pores.

Le contenu de ces cellules est formé d'une mince couche de protoplasma pariétal, qui renferme un gros noyau arrondi ou bien allongé. Ce protoplasme entoure un suc cellulaire composé d'une substance gommo-mucilagineuse et d'un glucoside qui se colore en rouge-violet par le chlorure ferrique et en rouge-rosé par le sulfate ferreux ; on y rencontre de plus, à l'état de suspension, des granules d'une matière résineuse.

Ces files de cellules sont localisées exclusivement dans le tissu criblé de la tige, des pétioles, ainsi que des nervures des folioles.

Haberlandt les considère comme des éléments chargés de conduire les excitations, et par conséquent comme les organes spéciaux du mouvement, chez le *Mimosa pudica*. Quelles que soient les analogies morphologiques de ces éléments avec ceux des tubes criblés, cet auteur pense qu'il n'y a rien de commun entre ces

(1) Haberlandt, Phys. und Pflanzenanatomie, p. 484-487, 1897.

organes. Ceux qui nous occupent spécialement ici, sont plutôt homologues aux tubes excréteurs à tannin, que l'on rencontre dans le liber de *Phaseolus multiflorus*, *Robinia pseudoacacia*, etc.

On sait que Dutrochet, Sachs, Pfeffer soutiennent, au contraire, que le rôle principal de la propagation des mouvements des feuilles de *Mimosa* est dévolu aux vaisseaux. Les mouvements seraient produits par le transport de l'eau par les vaisseaux, en dehors du renflement basilaire du pétiole, et par la rentrée de l'eau dans ce renflement.

Haberlandt, répétant les expériences connues des auteurs précédents, a constaté que le liquide qui s'échappe de la tige coupée, n'est pas de l'eau, mais *un suc qui présente les réactions microchimiques mentionnées plus haut* et, en particulier, la coloration violette par le chlorure ferrique. Il conclut donc que ce sont les cellules particulières que nous avons décrites, qui jouent le principal rôle dans la transmission des excitations. Grâce à l'élasticité des parois longitudinales, la transmission se ferait, toujours d'après Haberlandt, sous la forme d'ondulations analogues aux ondulations artérielles.

Un certain nombre d'objections sont à faire à cette théorie ; en particulier, la consistance mucilagineuse du contenu de ces tubes paraît en opposition avec la rapidité de transmission des excitations, tandis que cette rapidité s'explique facilement par le déplacement de l'eau dans les vaisseaux.

Il semble donc, avant d'admettre comme définitive l'hypothèse d'Haberlandt, que de nouvelles expériences sont nécessaires.

---

## CHAPITRE VIII.

### Généralités sur la constitution et les rapports anatomo-physiologiques des divers éléments du tissu criblé.

Le tissu criblé ne renferme qu'un élément absolument caractéristique : le *tube criblé;* mais au point de vue anatomo-physiologique, on doit y distinguer un certain nombre d'autres éléments essentiels.

La division en *éléments essentiels* et *éléments accessoires,* adoptée par un certain nombre d'auteurs, depuis Vesque, paraît devoir être abandonnée. Nous préférons de beaucoup répartir les éléments constitutifs du tissu criblé en quatre systèmes, comme nous l'avons fait à la fin du chapitre précédent. Cette méthode n'accorde ainsi aucune prépondérance spéciale à l'un des organes, et les range simplement d'après leur fonction. D'ailleurs, si le tube criblé caractérise en effet le tissu criblé, et par conséquent en est l'un des éléments absolument nécessaire, les autres éléments sont aussi de toute utilité, et tous se retrouvent dans l'organisation des plantes vasculaires.

Les quatre systèmes dans lesquels se répartissent les éléments du liber sont les suivants :

1° *Système de transport* : comprenant les *Tubes criblés.*

2° *Système d'absorption et répartition:* comprenant les *Cellules-compagnes* et leurs homologues *(cellules albuminifères).*

3° *Système de réserve* : comprenant le *Parenchyme libérien* avec les *cellules cristalligènes* et les *cellules scléreuses.*

4° *Système de protection* : comprenant les *Fibres libériennes.*

Les fibres et les autres éléments scléreux peuvent parfois manquer et aussi, plus rarement, les cellules à cristaux ; cette absence

du système mécanique dans le liber, n'infirme pas notre division, elle montre simplement que, dans certains cas, la protection et le soutien du tissu conducteur sont assurés en dehors de la région libérienne.

La structure et les rapports des éléments du tissu criblé sont un peu variables, et nous en allons exposer brièvement la constitution dans les grands embranchements du règne végétal.

### § 1. Tissu criblé des ANGIOSPERMES.

*Tubes criblés.* Les tubes criblés sont des files longitudinales de cellules ordinairement allongées, séparées par des cloisons transversales munies de perforations ou de ponctuations, qui facilitent ainsi la circulation des substances dissoutes qu'ils renferment. Ils prennent naissance de deux manières : 1° par *différenciation directe* d'une cellule procambiale (Liber primaire) ou cambiale (Liber secondaire) ; 2° après cloisonnement de la cellule-mère procambiale ou cambiale, et différenciation d'une des cellules-sœurs issues de cette division, en un tube criblé et une ou plusieurs cellules-compagnes.

Le phénomène de cloisonnement de la cellule-mère est parfois plus complexe ; il peut en résulter simplement quelques cellules dont la plus grande se différencie généralement en tube criblé, ou bien un groupe de petites cellules, dans lesquelles un nombre variable donnera des tubes criblés, qui pourront parfaitement se trouver contigus. C'est particulièrement le cas, dans de nombreuses familles de Gamopétales.

Le mode de différenciation directe appartient surtout aux tubes criblés primaires, mais il n'est pas rare non plus dans les formations secondaires.

Le développement du tube criblé comprend plusieurs séries de phénomènes concomitants : 1° l'épaississement nacré de la paroi longitudinale ; 2° la formation de la paroi criblée ; 3° la différenciation du contenu.

A quelque distance du méristème, on voit se déposer sur la paroi longitudinale des éléments d'un très jeune tube criblé, une couche de matière cellulosique (Léger) d'un reflet bleuâtre et nacré tout à fait caractéristique. Cette *différenciation nacrée* est éphémère comme la période active du tube. surtout dans les éléments pri-

maires. Sa signification physiologique est inconnue, mais elle permet aux histologistes de reconnaître à coup sûr l'apparition d'un tube criblé dans une région méristématique, dans laquelle rien ne se montre encore différencié.

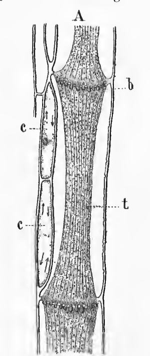


Fig. 58. — Jeune tube criblé actif de *Cucurbita Pepo* : *cc. cellules-compagnes.* — Le contenu du tube est déjà contracté, mais sans former d'amas aux extrémités ; le protoplasme pariétal forme une couche continue visible ; des boutons muqueux traversent les ponctuations des cribles et indiquent le sens descendant du courant (d'après Lecomte).

La paroi criblée prend naissance de la façon suivante :

La membrane primitive transversale est d'origine pectique (Léger) et homogène ; des dépôts de cellulose forment très vite des cordons qui ne tardent pas à se réunir bout à bout, pour constituer un réseau très apparent, un peu plus épais que la paroi primordiale. Ce réseau limite ainsi des mailles de nature pectique qui se laisseront traverser en leur centre par les boutons muqueux provenant du contenu du tube. La paroi est à ce moment criblée de ponctuations ou perforations, d'où le nom de crible qu'elle a reçu. A l'intérieur de l'élément criblé, il se passe pendant ce temps une série de transformations importantes. Au début, comme dans toute cellule très jeune, il renfermait un protoplasma abondant avec un noyau ; celui-ci disparaît progressivement, le protoplasma se remplit de vacuoles, de telle façon que le noyau n'existe bientôt plus, et que le protoplasma est réduit à une couche périphérique, entourant une grande vacuole centrale, remplie de substances albuminoïdes.

C'est à ce moment que l'activité fonctionnelle de cet organe est le plus grand ; elle est accusée par l'intensité de son revêtement nacré, la perforation des cribles et la circulation active des substances de la vacuole. Chauveaud a donné à cette période le nom de *phase de différenciation maximum*.

De petits cribles analogues peuvent se développer sur la paroi longitudinale, mais ils ne sont jamais en relation avec d'autres éléments que les cellules-compagnes.

Cette phase d'activité maxima du tube criblé est souvent d'une très courte durée. Le revêtement nacré disparaît progressivement; en même temps, une mince couche de *callose* dont l'origine est encore discutée, mais qui provient probablement du protoplasma du tube ou des substances de la vacuole, se dépose peu à peu en partant du réseau cellulosique et en rétrécissant ainsi, par son extension graduelle, l'ouverture des mailles. Les cals se réunissent les uns aux autres en une plaque continue, dans laquelle on ne distingue plus que de fines travées muqueuses, indiquant les endroits par lesquels les échanges sont encore possibles (fig. 20, B). Enfin cette plaque finit par obstruer complètement le tube. Dans certains cas, chez les Monocotylédones par exemple, cette formation de la plaque calleuse est toujours définitive et précède la mort de l'organe. Chez beaucoup de Dicotylédones au contraire, ce cal peut être temporaire ; il se forme pour l'hiver et se redissout peu à peu au printemps, pendant que de nouveaux boutons muqueux s'engagent dans les stries, qui sont les vestiges des communications de l'année précédente.

Chez les Angiospermes, l'évolution du tube criblé peut présenter trois périodes :

1° Une période *active*, qui commence avec la différenciation de l'élément jeune que nous venons de décrire.

2° Une période *transitoire*, qui comprend le temps pendant lequel la plaque criblée est obstruée par un cal ; le protoplasma périphérique existe toujours, et le contenu de la vacuole est presque entièrement aqueux.

3° Une période *passive*, qui commence avec l'établissement du *cal définitif* ; le protoplasma pariétal disparaît, le tube criblé ne renferme plus qu'un liquide aqueux et son revêtement nacré n'existe plus : l'organe est mort.

Chez les Monocotylédones, la période *transitoire* apparaît quelque temps avant la disparition de la fonction de l'organe, et celui-ci meurt généralement avant que le cal ne se soit dissous pour permettre un fonctionnement nouveau ; tant que l'organe est réellement actif, la plaque criblée ne présente pas de cal. On peut dire que chez les Monocotylédones, il n'y a jamais de période transitoire véritable.

Chez les Dicotylédones *annuelles,* la période active se termine avec la mort de la plante; chez les végétaux vivaces, au contraire, elle peut se prolonger pendant plusieurs années (Tilleul, Hêtre, etc.), mais elle est toujours interrompue par des périodes de vie latente, avec ou sans formation de cals transitoires.

Les tubes criblés primaires des racines et des tiges n'ont généralement pas de cellules-compagnes et possèdent des parois transversales à un seul crible *(type Courge).* Leur existence est très courte, quand l'accroissement de la plante continue par intercalation d'éléments nouveaux issus d'un cambium ; le plus souvent alors, ils sont aplatis ou résorbés plus tard. Dans les feuilles et surtout dans les petites nervures, les tubes criblés sont de dimension réduite et les parois ne possèdent qu'un seul crible.

Dans le liber secondaire de beaucoup de Dicotylédones, la paroi transversale devient oblique, s'étire, et il se développe plusieurs cribles séparés par de larges bandes de cellulose ; la paroi n'est plus alors un crible, mais une plage criblée *(type Vigne).*

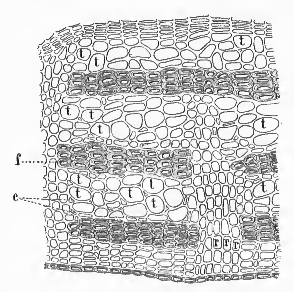



Fig. 59.— Coupe transversale dans le liber d'une tige de *Vitis vinifera* : *r*, rayon médullaire; *f*, fibres ; *t, t, t*... tubes criblés ; *cc*, cellule-compagne.

*Cellules-compagnes.* — Les cellules-compagnes, provenant du cloisonnement de la cellule procambiale ou cambiale, sont par

conséquent les cellules-sœurs des tubes criblés. Leur dimension est généralement beaucoup plus petite, sauf dans les terminaisons vasculaires, où elles sont volumineuses et se touchent par leurs extrémités. Leur fonction physiologique spéciale explique facilement ces différences.

Dans le tronc, elles sont chargées de puiser les substances élaborées renfermées dans les tubes criblés, pour les distribuer par les rayons médullaires aux tissus voisins. Dans les nervures de la feuille elles absorbent, au contraire, les substances albuminoïdes en formation dans le mésophylle, et les portent aux tubes criblés, chargés de les conduire à leur tour aux endroits d'utilisation.

Ces cellules-compagnes sont souvent découpées dans la cellule-mère, sous la forme d'un segment n'intéressant pas la hauteur entière de l'élément (voir fig. 39). En section transversale, le tube criblé paraît ainsi dépourvu souvent de cellule-compagne (fig. 59).

Ces organes sont en communication directe par les cribles latéraux avec les tubes criblés, ils contiennent un protoplasma assez

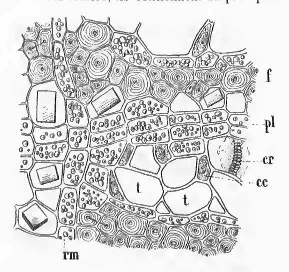



Fig. 60. — Portion de liber de *Tilia parvifolia* : *t*, tube criblé ; *cc*, cellule-compagne ; *pl*, cellules amylifères du parenchyme libérien ; *rm*, rayon médullaire ; *cr*, plaque criblée ; *f*, fibres,

abondant et jamais aucune trace de matière amylacée ; leurs vacuoles sont remplies de substances albuminoïdes. Leur noyau est toujours volumineux, et, chez les Monocotylédones, il est par-

fois extrêmement allongé (fig. 56, B). Du côté opposé aux tubes criblés, elles sont en relation par des ponctuations simples avec les rayons médullaires, ce qu'il est facile de voir dans la figure 59.

Parfois elles se cloisonnent transversalement (fig. 58) et il peut même arriver qu'il se produise des cloisonnements nombreux qui constituent une sorte de tissu conducteur supplémentaire (cellules cambiformes !).

*Parenchyme libérien.* — Le tissu fondamental du liber est le parenchyme libérien. Il est formé de cellules procambiales ou cambiales non différenciées en éléments criblés, dans lesquelles s'accumulent les produits de réserve hydrocarbonés et en particulier l'amidon. Les cellules libériennes sont en relation réciproque par des ponctuations, mais jamais elles ne se montrent en communication directe avec les tubes criblés. Dans certaines cellules du parenchyme libérien, il se dépose des cristaux d'oxalate de calcium (fig. 60). Plusieurs d'entre elles peuvent se transformer en *cellules scléreuses*.

*Fibres libériennes.* — Ce sont des éléments issus du cambium qui s'allongent et s'épaississent fortement, et dont la réunion constitue des strates plus ou moins régulières, ayant la plupart du temps une signification mécanique très nette. Sauf de très rares exceptions, elles n'existent pas dans le liber primaire.

Les diverses fonctions des différents éléments du liber des Angiospermes paraissent assez bien établies. Les éléments de transport (tubes criblés) sont spécialement réservés aux matières albuminoïdes, bien qu'on rencontre assez souvent des granules amylacés (erythrodextrine !) dans le protoplasma périphérique. La signification de cette substance est inconnue; elle n'existe jamais, pas plus qu'aucun autre hydrate de carbone, dans les cellules-compagnes.

Les substances azotées sont parfois transportées sous la forme la plus simple, à l'état d'acide cyanhydrique (Treub [92]), mais il est probable que la plupart du temps, elles subissent des modifications profondes en cours de route, comme semblerait l'attester la présence constante, dans les éléments criblés des végétaux supérieurs (Raciborski), d'un *ferment oxydant indirect* (Leptomine).

Le sens du courant dans les tubes criblés est descendant, mais il peut en être autrement; dans les pédoncules floraux, par exemple, on doit dire que, d'une façon générale, ce sens est déterminé par l'appel qui se produit dans les régions d'utilisation des substances transportées.

Disons enfin que la véritable perforation des cribles, si elle est probable dans certains cas, n'est pas absolument prouvée. Lecomte a cru voir persister une lamelle moyenne membraneuse ; ceci n'empêcherait pas d'ailleurs les échanges de se faire, si cette membrane, comme on a tout lieu de le croire, est de consistance pectique et par conséquent éminemment perméable. Le diamètre des perforations ou ponctuations des cribles est d'autant plus grand, que la substance des vacuoles riche en albuminoïdes est de consistance plus mucilagineuse ; tel est le cas de la Courge. Quand le contenu des vacuoles est très fluide, les ponctuations sont extrêmement fines ; la structure est encore ici, sous la dépendance de la fonction.

### § 2. — Tissu criblé des GYMNOSPERMES.

Le liber des Gymnospermes diffère de celui des Angiospermes par un certain nombre de caractères :

1° Par l'absence des *cellules-compagnes*, remplacées par des *cellules spécialisées* du parenchyme libérien, et que nous avons nommées *cellules albuminifères*.

2° Par la structure spéciale des tubes criblés.

3° Par la succession en alternance assez régulière, des divers éléments constitutifs du tissu criblé.

Rappelons en quelques mots certaines des particularités du liber de ces plantes.

Les tubes criblés sont des éléments allongés, ressemblant comme forme aux fibres aréolées du bois. Sur leurs faces latérales et sur leurs extrémités taillées en biseau, ils portent de nombreuses et petites plages finement criblées. Les ponctuations de ces cribles sont formées de deux cylindres calleux enfoncés dans la paroi jusqu'à la lamelle médiane, qui se renfle en un petit nodule central. Ces bouchons calleux peuvent se dissoudre et constituent la ponctuation, obstruée toujours par le nodule central, de telle sorte que les cribles des Gymnospermes ne sont jamais réellement ouverts (Strasburger [90]).

Ces tubes criblés, dépourvus de cellules-compagnes, sont en relation avec les cellules voisines du parenchyme par des *cribles unilatéraux*. Ceux-ci, en effet, ne se sont développés que du côté du crible et jusqu'au nodule central ; du côté de la *cellule albumini-*

*fère*, c'est à peine si l'on peut mettre en évidence quelques stries (fig. 42, 43). On doit cependant considérer ces derniers éléments comme chargés de puiser dans le contenu des tubes criblés, car elles sont remplies de matières albuminoïdes, et leur disposition dans le parenchyme ou sur les bords des rayons médullaires si particuliers des Conifères, ne permet aucun doute à cet égard. Les tubes criblés sont disposés généralement en rangées tangentielles et séparées les uns des autres par une rangée de parenchyme (Abiétinées, etc.), auquel s'ajoute une rangée de fibres (Taxodinées, Taxinées, etc.).

Nous ne voulons pas insister ici sur cette alternance si remarquable.

### § 3. — Tissu criblé des CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

Il y a peu de chose à dire de bien spécial sur le tissu criblé des Fougères, en dehors de sa disposition par rapport au tissu ligneux. Les tubes criblés primordiaux sont petits, perdent leur activité de très bonne heure ; les tubes criblés plus internes sont larges, et laissent voir de grandes cloisons munies de ponctuations. Poirault a montré qu'il existait dans ces ponctuations, des communications protoplasmiques en tous points comparables à celles que l'on rencontre entre les différents éléments du parenchyme conjonctif. Le contenu est très aqueux et tient en suspension des sphérules de nature albuminoïde (fig. 26, 27, 28, 29).

Il n'existe pas non plus de cellules-compagnes ; mais quelques éléments, contigus aux tubes criblés et en communication avec eux par des ponctuations criblées analogues, sont spécialisés et ne renferment que des matières albuminoïdes. Ce sont des cellules homologues des cellules albuminifères des Gymnospermes.

Le tissu criblé est parfois plus ou moins scléreux, et il est possible que les tubes criblés primitifs participent à cette sclérification.

### § 4. — Eléments conducteurs comparables aux tubes criblés chez les Muscinées.

Chez les Polytrichacées qui possèdent le tissu conducteur le mieux développé, il existe en plus du cylindre axile conducteur,

plusieurs assises de cellules riches en matières albuminoïdes et en amidon. Le cylindre axile peut être considéré au point de vue anatomo-physiologique, comme formant une région vasculaire; il n'est plus téméraire de comparer alors la région périphérique de ce tissu à la partie criblée des végétaux supérieurs.

Dans cette dernière, en effet, certaines cellules présentent un lumen plus grand et des extrémités un peu élargies qui rappellent les éléments constitutifs des tubes criblés.

Pendant l'époque où une migration active des matériaux est nécessaire à la plante, ces éléments ne contiennent qu'un plasma riche en matières albuminoïdes; quand l'activité de nutrition est faible, ces mêmes cellules renferment de l'amidon.

Vaisey (1) a décrit avec beaucoup de soin ces éléments spécialisés qui entourent le cylindre axile (fig. 61) de *Splachnum luteum* (leptophloème).

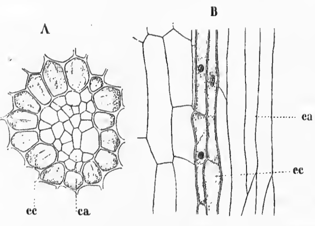



Fig. 61. — Coupes dans le cylindre axile de *Splachnum luteum*. A, coupe transversale; B, coupe longitudinale; *ec*, éléments à contenu albuminoïde entourant le cylindre axile *ca*.

Dans les faisceaux des feuilles, à côté des éléments conducteurs de l'eau, il est facile de remarquer des cellules trois à quatre fois plus courtes renfermant les produits d'assimilation.

La zone annulaire qui correspond au tissu criblé chez ces plantes

(1) Vaisey. — *On the sporophyte of* Splachnum luteum. Annals of Botany, t. V, 1890-91.

n'est pas nettement différenciée de l'écorce, et, d'après HABERLANDT [35], leur origine est identique.

Il n'existe donc pas de tubes criblés chez les Mousses.

### § 5. — Eléments criblés dans les Algues.

Dans les bourgeons de certaines Rhodophycées et Phéophycées, il existe, disposées en rangées concentriques centrales, des cellules dont la paroi transversale est perforée à la façon d'un crible, et que certains auteurs ont cru pouvoir considérer comme de véritables tubes criblés.

Remarqués d'abord par KLEIN [50] en 1877, ces éléments ont été signalés et étudiés depuis par AMBRONN [1], H. Will [101], N. Wille [102] et H.-B. HANSTEIN [39].

La paroi transversale qui sépare deux éléments constitutifs du

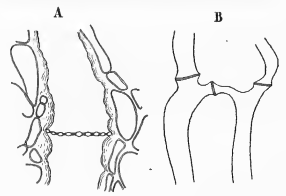



Fig. 62. — A, tube criblé d'un vieux thalle de *Macrocystis luxurians* ; B, tube criblé de *Fucus serratus* (d'après WILLE).

tube présente une seule grande ponctuation, qui occupe presque toute la surface, et la paroi qui est toujours mince est finement perforée.

Ces tubes renferment un abondant plasma dont la nature n'est pas encore déterminée.

Chez les Phéophycées, H. WILL a constaté l'existence de cellules à parois criblées très caractéristiques dans les parties âgées du thalle de *Macrocystis luxurians* ; elles sont situées à la périphérie du cordon central de l'hyphe, et il n'est pas rare, d'après ROSENTHAL,

de constater la formation de cal à la surface de la paroi criblée. Les tubes sont très larges, possèdent une couche de protoplasma périphérique adhérente à la paroi, et limitant une substance d'apparence mucilagineuse riche en vacuoles.

N. Wille a trouvé, dans les Laminaires, des éléments criblés qu'il compare à ceux des Angiospermes. Les tubes situés dans le tronc de ces Algues, s'anastomosent fréquemment et se continuent dans le tissu de la lame. Les mêmes faits ont été signalés par H.-B. Hanstein chez les *Fucus*.

Malgré l'apparente analogie de structure de ces éléments spécialisés des Algues avec les tubes criblés, il reste à savoir s'ils sont réellement les organes destinés à la migration des substances albuminoïdes. Il faudrait s'assurer qu'il n'existe pas d'autres éléments capables de transporter les substances nutritives.

### § 6. Eléments conducteurs chez les Champignons.

Le tissu conducteur est encore moins différencié dans cette classe de végétaux.

De Bary [5], puis Weiss [98] ont signalé dans le pied et le chapeau de certaines Agaricinées *Pholiota præcox*, *Pleurotus olearius*, etc.) des sortes de tubes, que l'on peut considérer comme des hyphes conductrices. De semblables organes se rencontrent aussi dans les cordons mycéliens centraux des Phalloïdés et Lycoperdacés.

Enfin, chez les Lactaires, on sait qu'un grand nombre d'hyphes à large lumen, à membrane molle et extensible, sont remplis d'un suc laiteux et granuleux.

Ces hyphes, que l'on peut regarder comme des organes physiologiquement similaires des laticifères chez les végétaux supérieurs, sont considérés comme chargés de transporter les substances nutritives.

A côté de ces éléments spécialisés, on voit aussi des hyphes étroites à contenu aqueux dont la signification est inconnue et qui sont peut-être seulement destinés à conduire l'eau, c'est-à-dire à jouer le rôle physiologique dévolu aux vaisseaux, dans les plantes plus élevées en organisation.

# DEUXIÈME PARTIE

## *Répartition du Tissu criblé chez les Végétaux.*

**(ANATOMIE TOPOGRAPHIQUE DU LIBER)**

Les divers éléments qui constituent le tissu criblé nous sont maintenant connus ; on sait de même que leur réunion forme ce qu'on nomme : le liber. Il reste à décrire la position qu'occupe le tissu libérien,dans les différents organes des végétaux et les modifications que peut subir cette répartition,sous des influences adaptationnelles ou autres.

La seconde partie de ce mémoire est entièrement réservée à ce que nous appellerons : l'anatomie topographique du tissu criblé.

Dans chacun des grands ordres qui composent le règne végétal, la morphologie interne présente une régularité assez grande, pour permettre d'établir certains types de structure suffisamment nets. Nous décrirons aussi rapidement que possible quelques-uns de ces types devenus classiques, et nous aborderons la répartition du tissu criblé en dehors de la région libérienne normale.

Dans la tige, la disposition du tissu criblé est intimement liée à celle du tissu vasculaire, aussi les anomalies des faisceaux libéroligneux feront-elles l'objet d'un chapitre particulier.

## CHAPITRE I.

## Structure typique des faisceaux conducteurs dans les différents organes des plantes.

### § I. — Racine.

La structure de la racine primaire est parfaitement comparable, aussi bien chez les Phanérogames que chez les Cryptogames vasculaires. Le cylindre central présente un certain nombre d'amas de tissu criblé alternant avec autant de paquets de vaisseaux.

Le nombre des faisceaux criblés et des faisceaux vasculaires est généralement très peu élevé chez les Dicotylédones, les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires ; il est, en effet, fréquemment réduit à deux (fig. 5, 6, 8), et l'on dit que la racine est construite sur le type *binaire*. Dans les Monocotylédones au contraire, il existe un nombre parfois considérable de faisceaux (fig. 1, 2, 3, 4), en particulier chez les Liliacées, Palmiers, etc.

Cette structure primaire persiste chez ces dernières ainsi que chez les Cryptogames vasculaires, c'est-à-dire qu'il ne s'ajoute jamais de nouveaux éléments conducteurs à ceux qui se différencient du procambium. L'*Ophioglossum vulgatum* offre l'exemple d'une racine avec un seul faisceau libérien et deux faisceaux vasculaires confluents en une seule lame ligneuse.

Chez les Dicotylédones en revanche, apparaît un cambium (fig. 6) dont le fonctionnement centripète donne naissance à un anneau de liber, tandis qu'en direction centrifuge, il se forme du bois. Dans la racine âgée, il devient parfois très difficile de retrouver les amas écrasés du tissu qui renfermait les tubes criblés primaires, d'autant plus que l'écorce est exfoliée progres-

sivement par des péridermes, et que plus tard ces péridermes naissent de plus en plus profondément, parfois jusque dans le liber secondaire.

Telle est la disposition relative du tissu criblé et du tissu vasculaire dans la racine. Nous ne pouvons entrer ici dans l'examen des détails de structure et nous renvoyons à ce sujet, aux ouvrages classiques.

### § 2. — Tige.

La disposition des tissus conducteurs est toute différente dans la tige, pendant la période de différenciation procambiale. Le faisceau criblé n'alterne plus avec le faisceau ligneux, mais les premiers tubes criblés, et les premières trachées prennent naissance dans deux régions contiguës, de façon à constituer un seul faisceau conducteur libéroligneux primaire.

Le bois est toujours situé dans la région la plus interne, et le tissu criblé dans la région externe, adossé au péricycle.

Parfois les faisceaux libéroligneux sont séparés par de larges bandes de parenchyme conjonctif (rayons médullaires primaires); ces faisceaux ainsi franchement délimités sont disposés en un cercle complet.

D'autres fois, il se fait une bande annulaire méristématique continue, à la partie interne de laquelle se différencient des trachées, tandis que les tubes criblés naissent dans la portion externe. Il n'y a plus, dans ce cas, de faisceaux libéroligneux, mais un anneau libéroligneux complet, coupé radialement par de minces rayons médullaires.

Chez les Dicotylédones, entre le liber et le bois primaires, il apparaît de très bonne heure, une zone cambiale dont le fonctionnement complique rapidement la structure primitive (fig. 10, 13, 14, 16, 17); il se forme alors soit un cercle de nouveaux faisceaux libéroligneux secondaires séparés, soit un anneau libéroligneux compact.

Etudions la structure des faisceaux conducteurs dans les grandes divisions du règne végétal.

*Monocotylédones.* — Les tubes criblés sont généralement pourvus d'une cellule-compagne, sauf chez les *Carex* et quelques Graminées (Léger) où ils sont d'origine procambiale. Les pre-

miers de ces éléments qui se différencient, ont probablement tous cette même origine. Dans le faisceau adulte, ils sont plus ou moins atrophiés ou écrasés contre la gaîne scléreuse du faisceau (*cribralprimanen*, tcp., fig. 63).

Le tissu criblé des faisceaux isolés des Monocotylédones se trouve le plus souvent enclavé du côté interne, entre les deux gros vaisseaux latéraux du bois. Ce faisceau ne tarde pas à s'entourer d'une gaîne sclérenchymateuse, et son accroissement est terminé.

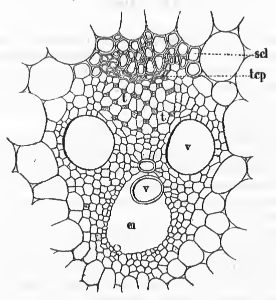



Fig. 63. — Gros faisceau libéroligneux de la partie centrale d'un entrenœud de *Zea Mays* : *v*, vaisseau; *scl*, gaîne du faisceau; *tcp*, tubes criblés primitifs (*cribralprimanen*); *t*, tubes criblés actifs avec leurs cellules-compagnes; *ei*, espace intercellulaire (d'après Strasburger).

La tige des Monocotylédones présente, sur sa coupe transversale, un nombre souvent très élevé de ces faisceaux répartis irrégulièrement dans un parenchyme fondamental. Les plus nombreux, disposés à la périphérie, sont les plus réduits. Ceux du centre, de taille plus considérable, sont d'une étude plus facile.

De tels faisceaux, dits *faisceaux fermés*, ne sauraient présenter de formations secondaires.

*Dicotylédones.*— Quelques espèces de Dicotylédones possèdent des tiges chez lesquelles il est difficile de trouver des formations

secondaires (*Ranunculus*); mais néanmoins celles-ci sont toujours représentées par quelques assises. Le plus généralement, aussitôt que la différenciation des premiers éléments criblés et vasculaires est apparue, un cambium se met à fonctionner d'où résulte par suite de formation de liber et de bois secondaires (fig. 64) un accroissement en épaisseur de la tige.

Les premiers tubes criblés se spécialisent d'ordinaire contre le péricycle, en des points symétriques qui indiquent la future région de chaque faisceau libéroligneux (fig. 13). Quand la région conductrice forme un anneau complet, les premiers tubes criblés se différencient çà et là sans ordre apparent (fig. 16, 17).

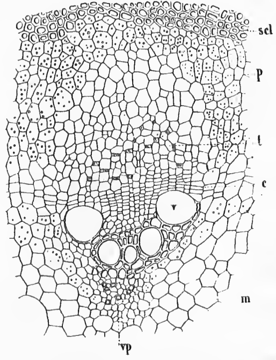



Fig. 64. — Coupe transversale d'un jeune rameau d'*Aristolochia Sipho* : *vp*, partie ligneuse primaire (*vasalprimanen* et *vasalparenchym*) ; *v*, vaisseaux secondaires ; *c*, cambium ; *t*, tubes criblés avec leurs cellules-compagnes ; *p*, péricycle ; *scl*, sclérenchyme (d'après STRASBURGER).

Le liber secondaire n'est pas toujours annulaire, mais souvent découpé sous forme de cônes séparés par des rayons médullaires

qui s'élargissent en éventail vers l'extérieur (*Tilia*, etc.), et viennent se confondre avec le parenchyme cortical. Ce sont là des exemples classiques, trop connus pour que nous ayons à insister ici.

La fig. 64 représente un faisceau dit *ouvert* de Dicotylédone; dans le cas de l'*Aristolochia*, le péricycle est très épais, et les éléments criblés primaires non écrasés se retrouvent encore avec la plus grande facilité.

Chez les Conifères, la structure ne diffère pas sensiblement; on sait que les tubes criblés ne possèdent pas de cellules-compagnes (fig. 10, A, B), et que les éléments du liber affectent souvent dans leur disposition une succession d'une régularité extraordinaire (fig. 46). Dans toutes les Gymnospermes, il existe un cambium fasciculaire qui donne naissance de très bonne heure à des formations secondaires libéroligneuses. Les Abiétinées et les Cupressinés ne présentent généralement pas de fibres libériennes; les rangées de tubes criblés se succèdent régulièrement et sont séparées par un certain nombre d'assises parenchymateuses, d'ordinaire deux, quelquefois davantage.

Chez les Taxinées, Taxodinées et Araucariées, il y a toujours des fibres libériennes en séries tangentielles et la succession des éléments est la suivante : une rangée de tubes criblés se trouve située entre deux rangées de cellules libériennes contiguës, et deux rangées de fibres plus externes (fig. 46). L'assise fibreuse peut parfois manquer, mais les tubes criblés sont toujours, au moins, compris entre deux assises parenchymateuses.

Les Cryptogames vasculaires nous offrent une disposition toute spéciale des faisceaux libéroligneux. Chez les Fougères, ces derniers sont entourés chacun par une gaine particulière, homologuée fréquemment à l'endoderme des Dicotylédones, mais que Léger [97] appelle ***assise péricambiale.*** Elle se distingue en effet de l'endoderme en ce qu'elle est issue du méristème fasciculaire et non du parenchyme conjonctif. Les faisceaux sont répartis sans ordre dans le parenchyme fondamental, et peuvent être considérés comme de véritables cylindres centraux ou stèles. Van Tieghem donne à cette disposition particulière, le nom de ***structure polystélique.***

Chacun de ces faisceaux de forme plus ou moins ovale, se compose d'un bois central, flanqué latéralement de deux lames libériennes. Les petits tubes criblés différenciés les premiers dans le méristème sont écrasés, et situés contre l'assise péricambiale

B, fig. 11 ; A, fig. 12 où ils forment une couche, interrompue seulement d'ordinaire aux deux extrémités du grand diamètre du faisceau ; la partie libérienne active est constituée par de larges tubes criblés souvent contigus, et par des cellules de parenchyme amylifère.

Le liber n'entoure pas toujours complètement la partie ligneuse centrale et la dénomination de *faisceau concentrique*, fréquemment employée pour désigner les faisceaux des Fougères, est alors inexacte. Dans le *Pteris aquilina*, par exemple (fig. 65), les deux lames du tissu criblé sont assez largement interrompues aux deux extrémités de la lame vasculaire ; un pareil faisceau mériterait plutôt l'appellation de faisceau bicollatéral. Telle est la structure typique des tissus libériens et ligneux chez les Fougères.

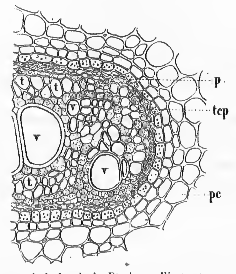



Fig. 65. — Faisceau de la fronde de *Pteris aquilina*: *pc*, parenchyme conjonctif; *p*, péricycle; *tcp*, tubes criblés primitifs (*cribralprimanen*); *t*, tubes criblés actifs ; *v*, vaisseaux (d'après STRASBURGER).

Dans les autres familles de Cryptogames vasculaires, la structure fasciculaire varie avec chaque genre. Chez les *Equisetum* (fig. 65), les faisceaux sont assez réduits, surtout en ce qui concerne la partie vasculaire. Les trachées primaires se résorbent et sont suppléées par une lacune plus ou moins développée; l'amas libérien est relativement volumineux et flanqué latéralement de deux amas ligneux d'importance variable suivant les espèces.

Les faisceaux des Lycopodes montrent des bandes ligneuses séparées par des lames de tissu criblé ; ils sont réunis dans un

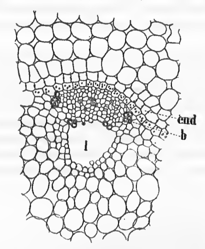



Fig. 66. — Tige d'*Equisetum arvense* : *l*, lacune carénale ; *b*, bois ; *end.*, endoderme.

même cylindre central, comme ceux des *Equisetum*. La structure est de même monostélique chez les *Isoetes*, mais le tissu criblé est très réduit et les tubes criblés imparfaits. Les Sélaginelles présentent un cylindre axile généralement sans moelle et composé de deux faisceaux ligneux diamétralement opposés et entourés d'une lame de tissu criblé.

### § 3. — Pétiole. — Feuille.

Le système fasciculaire du pétiole et des nervures de la feuille rappelle celui de la tige. Les faisceaux sont séparés ou bien réunis généralement en arc, plus rarement en un anneau, mais la symétrie bilatérale de l'organe s'y accuse presque toujours avec la plus grande netteté.

# CHAPITRE II.

## Formations cribro-vasculaires en dehors de la zone libéroligneuse normale.

---

On rencontre fréquemment, en particulier dans l'écorce et la moelle de beaucoup de Phanérogames, des faisceaux libéroligneux isolés dont l'origine et la signification physiologique peuvent être entièrement différentes. Les uns proviennent en effet du cylindre central et sont destinés aux feuilles (*traces foliaires*) ; les autres, différenciés directement aux dépens du tissu qui les renferme, constituent de véritables *formations conductrices surnuméraires*.

### § 1. — Traces foliaires.

**Dans l'écorce.** — Quand les faisceaux foliaires, au lieu de traverser horizontalement l'écorce pour se rendre à la feuille, cheminent dans cette région durant l'espace d'un ou plusieurs entrenœuds, on conçoit aisément que sur une coupe transversale, ces faisceaux apparaissent isolés dans le parenchyme cortical.

Le plus souvent, ils possèdent une structure en tous points comparable à celle des faisceaux de la tige et il nous suffit d'en signaler l'existence. Mais ils peuvent, dans certains cas, présenter des modifications intéressantes.

Tantôt ils ont une orientation inverse de celle des faisceaux normaux, leur liber se trouvant vers l'intérieur ; d'autre fois, ces cordons foliaires apparaissent sous la forme de *faisceaux concentriques à bois central (amphivasale Bündel)* : l'amas ligneux est complètement entouré d'une lame libérienne.

Plus rarement ces faisceaux présentent un liber central (*amphi-*

*cribrale Bündel*) (1). Ces cordons vasculaires à structure spéciale, ont été étudiés surtout par Möbius [150] ; leur présence est particulièrement fréquente chez les Monocotylédones.

**Dans la moelle.** — Les faisceaux foliaires que l'on rencontre dans la moelle ont une origine et un parcours analogues à ceux de l'écorce. Ils sont fréquents chez les *Phytolacca*, *Amaranthus*, beaucoup de Pipéracées, les Nymphéacées et aussi chez les Monocotylédones (Commelinacées, Dioscoréacées, etc.)

Les faisceaux concentriques médullaires ne sont pas rares, et ils possèdent le plus souvent le liber central, ce qui, d'après Weiss, pour les faisceaux de la moelle, serait la règle générale.

### § 2. — Faisceaux libéroligneux surnuméraires.

Outre les traces foliaires, on rencontre fréquemment, dans les diverses régions de la tige, des faisceaux n'ayant aucune relation avec les feuilles. Ces formations surnuméraires viennent s'ajouter au tissu conducteur normal et le but de leur développement nous est à peu près totalement inconnu.

**Dans l'écorce.** — Hérail [46] signale la présence de faisceaux isolés qui s'anastomosent aux nœuds, dans l'écorce primaire des Buxacées. D'autres fois, des cambiums locaux prennent naissance dans l'écorce et fournissent des arcs plus ou moins développés de faisceaux libéroligneux (Ménispermacées, Schizandrées, Lardizabalacées, quelques Légumineuses et Aristolochiacées).

**Dans le péricycle.**— Les formations surnuméraires du péricycle ont été principalement étudiées par Morot [72] et Hérail [46] puis récemment par Schenck dans certaines lianes. Chez les *Chénopodiacées*, *Nyctaginées*, *Phytolaccacées*, *Aizoacées*, *Dilléniacées*, etc., on voit apparaître, dans la région péricyclique dédoublée, une série de petits cambiums donnant naissance à des cercles concentriques de nouveaux faisceaux, lesquels apparaissent successivement de dedans en dehors (fig. 67).

Chez les Calycanthées, on rencontre dans l'écorce des faisceaux isolés, mais dont l'origine est nettement péricyclique.

(1) Strasburger, *Leitungsbahnen*, p. 335.

Les Cryptogames vasculaires nous présentent aussi des formations analogues, en particulier, chez quelques *Isoetes*.

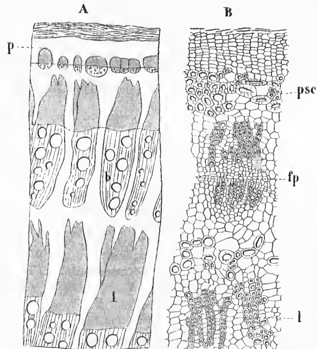



Fig. 67 — *Doliocarpus Rolandri*. A, Schéma montrant les anneaux de faisceaux conducteurs ayant successivement pris naissance dans le péricycle *p*. B, coupe montrant le développement d'un faisceau péricyclique: *psc*, péricycle scléreux; *fp*, faisceau péricyclique surnuméraire; *l*, liber du faisceau de l'anneau vasculaire plus interne (d'après Schenck).

**Dans la moelle.** — Le développement de faisceaux libéroligneux non destinés à la feuille est relativement fréquent dans la tige, et c'est ce que, par exemple, Couchet [116] a très bien étudié chez les Ombellifères.

Cette particularité anatomique se relie directement à notre sujet, en ce qu'elle se rencontre surtout chez les plantes appartenant aux familles présentant du tissu criblé surnuméraire dans la moelle. C'est ainsi que dans beaucoup d'espèces de *Gentianacées*, *Mélastomacées*, *Composées Liguliflores*, *Campanulacées*, etc., l'on voit la moelle de la tige renfermer à la fois de petits fascicules criblés et d'autres fascicules cribro-vasculaires souvent volumineux. Les

Gentianacées nous offrent l'exemple le plus simple de ces formations surnuméraires, comme nous l'avons récemment montré (1). Dans la moelle de ces plantes, soit à la périphérie, soit dans toute son étendue, on trouve de petits faisceaux criblés isolés ; mais certains *Gentiana* (*G. lutea*, *purpurea*, *pneumonanthe*, etc.) montrent çà et là, au milieu du tissu criblé des îlots, quelques trachées annelées ou spiralées, différenciées directement pendant la multiplication cellulaire qui a donné naissance à l'îlot tout entier.

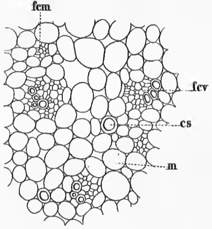



Fig. 68. — Partie de moelle de *Gentiana lutea* montrant des fascicules criblés *fcm*, et cribro-vasculaires *fcv* (fig.originale).

Ces amas cribro-vasculaires de la moelle des Gentianacées sont de véritables faisceaux primaires, contemporains comme développement, du cercle libéroligneux primaire normal.

La moelle de certaines Mélastomacées présente d'après Weiss [215], des fascicules cribro-vasculaires analogues. Hérail [45] a cru voir s'établir un petit cambium à l'intérieur de ces îlots, et ce serait le fonctionnement de ce cambium qui donnerait naissance aux vaisseaux.

Chez les Polygonacées, le *Rumex crispus* et quelques autres espèces présentent des faisceaux libéroligneux périmédullaires d'une origine toute spéciale. Quand la tige est jeune, le cylindre central comprend un certain nombre de faisceaux conducteurs séparés. Certains de ces faisceaux acquièrent un développement

(1) E. Perrot. — [160], [161], [162].

plus grand dans le sens radial, et vers leur pointe à la périphérie de la moelle, un foyer de multiplication cellulaire s'établit qui donne naissance tout d'abord à un amas criblé. A la face extérieure de cet amas, il ne tarde pas à apparaître un cambium qui donne, vers l'extérieur, du bois et vers l'intérieur, quelques éléments libériens qui s'ajoutent à ceux de l'îlot primitivement formé.

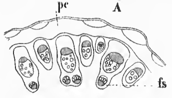



Fig. 69. — *Rumex crispus*. Coupe schématique montrant la disposition des faisceaux surnuméraires périmédullaires (d'après HÉRAIL).

Pendant ce temps, il se fait une sclérification qui intéresse tous les éléments parenchymateux contigus au faisceau normal et au faisceau surnuméraire ; on obtient ainsi à l'état adulte, enveloppés dans une gaîne scléreuse, deux faisceaux libéroligneux, dont l'externe est plus développé, et l'interne plus petit, à orientation inverse (fig. 69). Quelques autres espèces de Polygonacées présentent la même particularité de structure, tels sont : *Rumex longifolius*, *maximus*, *undulatus*, *Patientia;* les genres *Rheum* et *Ribes*.

Chez beaucoup de Campanulacées, on rencontre dans la moelle des amas plus ou moins volumineux de tissu criblé ou cribro-vasculaire (voir p. 175) ; cette particularité fut signalée par SANIO [85] puis étudiée par HANSTEIN [38], DE BARY [4], HÉRAIL [45], WESTERMAIER [205]. Le développement est le suivant :

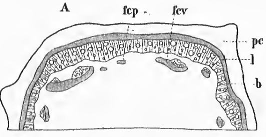



Fig. 70. — *Campanula Trachelium*. — Coupe schématique : *fcm*, fascicule criblé périmédullaire; *fcv*, fascicule cribro-vasculaire ; *b*, bois ; *l*, liber (fig. originale).

Dans la zone périmédullaire de la tige, apparaissent d'abord de petits îlots de tissu criblé ; les choses restent en l'état dans quelques espèces, mais le plus généralement, un cambium apparaît

ensuite à la face externe de l'îlot et donne du tissu vasculaire. Comme les amas conducteurs surnuméraires sont souvent très rapprochés, lorsque l'activité cambiale gagne les cellules médullaires intermédiaires, les éléments primitifs se trouvent réunis entre eux. On obtient de la sorte des bandes cribro-vasculaires, à orientation inverse, situées à la périphérie de la moelle et de volume extrêmement variable (fig.71).

Les formations conductrices surnuméraires de la moelle des Composées Liguliflores sont d'une origine tout à fait analogue.

Chez certains *Acanthus (A. mollis*, *spinosus*,etc.), des îlots criblés apparaissent à la pointe des faisceaux comme chez les *Rumex*; mais un cambium se forme sur toute la périphérie de l'îlot qui s'accroît ainsi rapidement. Ce cambium fonctionne seulement du côté du tissu criblé primitif, sauf dans la partie qui regarde vers l'extérieur du côté du bois normal, où il devient bilatéral et produit quelques vaisseaux. Par suite de formations nouvelles de tissu criblé sur les côtés de ces îlots, plusieurs d'entre eux peuvent se toucher, et l'on obtient ainsi une masse criblée présentant deux ou plusieurs amas ligneux.

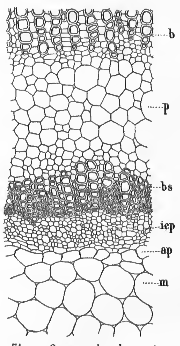



Fig. 71. — *Campanula glomerata*. — Portion d'une bande cribro-vasculaire de la moelle : *b*, bois normal ; *icp*, ilot criblé périmédullaire à la face externe duquel un cambium donne du bois surnuméraire *bs* ; *ap*, assise à parois latérales plissées à la façon d'un endoderme (fig. originale).

Ces faisceaux cribro-vasculaires, à bois orienté vers l'extérieur, sont à peine séparés des trachées du bois normal par quelques cellules parenchymateuses. Chez *Acanthus longifolius*, dont la moelle est quandrangulaire, les formations surnuméraires apparaissent aux quatre angles.

Parmi les Bignoniacées, dont les particularités de structure sont si intéressantes et si variables, il en est une qui doit nous arrêter quelques instants. C'est le *Tecoma radicans*, dont la structure a

fait l'objet de nombreuses recherches de la part de Sanio [173], Vesque [97], Weiss [215], Hérail [45], Hovelacque [46]. On trouvera dans le mémoire de ce dernier auteur, tous les renseignements concernant l'historique des recherches sur les Bignoniacées.

On voit apparaître dans la région périphérique de la moelle, des cloisonnements qui donnent naissance à des amas de tissu criblé, disposés à la pointe des faisceaux qui proéminent vers l'intérieur *(faisceaux sortants)*. Les cloisons gagnent de proche en proche et il ne tarde pas à s'établir deux lignes de cambium opposées l'une à l'autre (fig. A, B). Ce cambium fonctionne des deux côtés et donne du liber du côté de la moelle et du bois vers l'extérieur. Il en résulte que dans une tige âgée l'anneau libéro-ligneux est augmenté de deux bandes cribro-vasculaires qui se soudent intimement à lui.

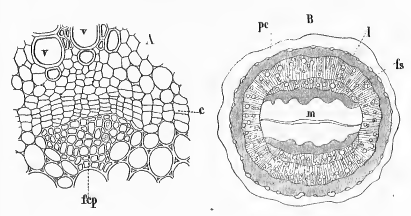



Fig. 72.— *Campsis* (Tecoma) *radicans*. B. Coupe schématique ; *fs*, faisceau libéro-ligneux surnuméraire. A. Portion d'un fascicule cribro-vasculaire de la moelle, montrant le fonctionnement du cambium ; *fcp*, fascicule criblé périmédullaire avec son cambium externe *c* (d'après Hérail).

On avait cru tout d'abord que le bois du *Campsis* (Tecoma) *radicans* possédait deux cambiums externe et interne, fournissant du liber. Mais les faisceaux surnuméraires sont parfaitement indépendants de l'anneau vasculaire normal, et séparés des premières trachées par quelques assises de cellules parenchymateuses.

Ce n'est que plus tard que ces dernières se sclérifient, et que tout l'amas ligneux surnuméraire paraît intimement soudé au corps ligneux normal (B, fig. 72).

### 3. — Anomalies de structure dues au fonctionnement irrégulier du cambium normal.

Beaucoup de plantes et particulièrement les Lianes offrent d'ordinaire un développement très irrégulier de leur système libéroligneux. Gaudichaud [124], en 1833, signale le premier les anomalies de certains *Bignonia*, sur lesquelles il revient plus tard [125]. A. de Jussieu [133], en 1841, consacre un mémoire entier à la structure des Lianes, et depuis cette époque, beaucoup de travaux concernant l'anatomie des familles renferment des observations intéressantes sur ces plantes. Netto [154] a publié successivement, en 1863 et 1886, deux mémoires sur ce sujet, et récemment l'étude des Lianes du Brésil a fourni à Schenck, l'occasion de reprendre la question tout entière. Dans son magnifique ouvrage, il traite de l'anatomie et de la biologie de ces végétaux ; les déductions qu'il tire de leur structure ont une importance très grande, ses recherches ayant porté sur un nombre considérable d'échantillons appartenant à toutes les branches du règne végétal (1).

Quelques-unes des particularités dont nous allons nous occuper. ne sont pas toujours l'apanage exclusif des Lianes, mais il n'en est pas moins vrai, que certaines modifications paraissent avoir leur origine dans l'adaptation au mode de vie si spécial de ces plantes. Nous aurons d'ailleurs l'occasion de revenir quelque peu sur ce sujet, et nous voulons ici grouper simplement ces anomalies pour rendre leur étude plus aisée, et montrer quelles sont les irrégularités dans la répartition du liber, qu'entraîne la structure du système libéroligneux des plantes grimpantes.

#### I.— Le cambium fonctionne également, mais reste continu.

1. Chez beaucoup de Lianes, le tronc s'épaissit irrégulièrement, devient excentrique *(Ficus marcgravia)* ou bien aplati en forme de ruban (certains *Bauhinia*), cannelé ou ailé, *(Heteropteris, Acacia...)*; mais les relations du liber ou du bois restent normales. Le tissu criblé et le parenchyme cortical pénètrent plus ou moins profondément dans les cannelures ; le corps ligneux devient crevassé ou lobé ou même ailé. Telles sont : divers *Acacia*

(1) On trouvera dans l'ouvrage de *Schenck* [181] toute la bibliographie concernant les anomalies de structure des plantes grimpantes.

(Mimosées), *Bauhinia* (Césalpiniées), *Tetrapteris*, *Heteropteris* (Malpighiacées), *Serjania* (Sapindacées); quelques *Ficus* (Morées); les *Gymnema* (Asclépiadées), l'*Ipomæa glabra* (Convolvulacées), les *Tournefortia* (Borraginées), etc.

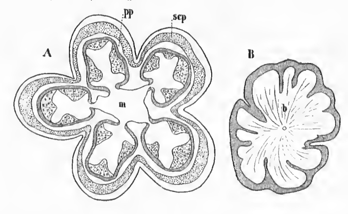



Fig.73.— A. Jeune tronc déjà disloqué de *Serjania elegans*, le cylindre se sépare en lobes très nets : *scp*, sclérenchyme péricyclique ; *pp*, parenchyme péricyclique ; le liber est indiqué par un fin pointillé (d'après SCHENCK). — B. Schéma de la coupe de *Heteropteris* sp. (Schenck) montrant le crevassement du corps ligneux, le cambium reste toujours continu et les crevasses sont remplies par le liber.

Les Sapindacées offrent une variation extraordinaire dans la division du cylindre central due à la production des crevassements, et dans les troncs âgés, le morcellement du corps ligneux est parfois extraordinairement compliqué.

2. Le phénomène de crevassement du corps ligneux peut s'accentuer, comme cela se produit chez les *Bignonia*. L'activité cambiale du côté ligneux se ralentit beaucoup sur de longues bandes longitudinales, et, par suite, il se forme une plus grande quantité de liber dans les crevasses ; ce liber est surtout remarquable dans ces espèces, par le développement des plages criblées (1). Le corps ligneux est divisé profondément, et chacun des petits arcs cambiaux donne naissance à des coins libériens sou-

(1) Les anomalies de *Bignonia* ont été étudiées avec soin par HOVELACQUE [46], qui résume dans son travail les recherches antérieures.

vent pourvus de strates de fibres. La dislocation du cylindre ligneux peut aller beaucoup plus loin, chez certaines espèces (voir fig. 78, 81, 82).

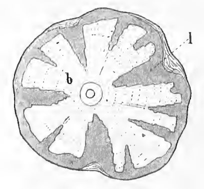



Fig.74.— Schéma indiquant la forme générale des coins libériens des *Bignonia*.

A ce *type Bignonia*, se rattachent les particularités anatomiques des *Phytocrene*, *Iodes* (Phytocrenées), des *Mikania* et de quelques *Bidens* (Composées).

Les crevasses peuvent affecter des formes un peu diverses, mais elles sont toujours remplies de liber à éléments parfaitement différenciés, et séparés par de larges rayons médullaires.

3. Le corps ligneux, épaissi normalement, est simplement partagé en bandes longitudinales par les rayons médullaires plus ou moins larges, mais continus dans la longueur d'un entre-nœud.

La division du corps ligneux peut être produite par les rayons médullaires primaires seuls *(Passiflora)* ou bien par ces derniers et les rayons médullaires secondaires (*type Aristolochia*, A, fig.75).

Beaucoup de Ménispermacées (*Menispermum*, *Anamirta*, *Cissampelos*, etc.), de Cucurbitacées (*Anisosperma*, *Wilbrandia*, etc.) ainsi que les genres *Begonia*, *Aristolochia*, *Vitis*, *Gnetum*, etc., possèdent des modifications de structure analogues.

La complication peut s'accentuer par suite d'un développement abondant du parenchyme ligneux mou ; les bandes non lignifiées s'ajoutent aux rayons médullaires, et découpent les parties ligneuses solides en un grand nombre de cordons, tant dans le sens radial que tangentiel. C'est le cas des *Cissus* (Vitacées), *Dioclea* (Papilionacées), et aussi de certains *Bauhinia*, *Mucuna*, *Stigmaphyllum*, etc.

4. — Le cambium, situé normalement, fonctionne de même ; mais par plages et pendant un temps donné, il ne se différencie ni vaisseaux, ni sclérenchyme ligneux dans la partie ligneuse. Il en résulte la formation de bandes de parenchyme ligneux, qui se

trouvent incluses dans la portion lignifiée. Des tubes criblés pren-

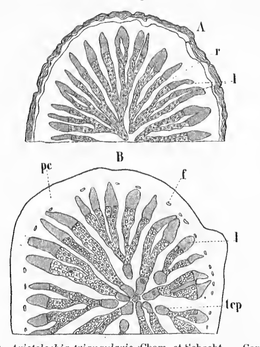



Fig 75. — A. *Aristolochia triangularis*, Cham. et Schecht. — Coupe schématique : *l*, liber ; *r*, rayons médullaires. — B. *Wilbrandia verticillata*, Cogn. Des cordons ligneux surnuméraires apparaissent dans le tissu criblé médullaire ; *tcp*, tissu criblé périmédullaire ; *f*, fibres ; *pc*, parenchyme cortical (d'après SCHENCK).

nent naissance plus ou moins rapidement dans ce parenchyme centrifuge qui devient ainsi du ***tissu criblé interligneux*** (fig. 76).

Cette formation est loin d'être spéciale aux Lianes, nous la décrirons plus en détail ultérieurement.

Citons cependant les plantes volubiles dans lesquelles on a reconnu de pareilles formations de tissu criblé :

*Dicella* (Malpighiacées) ; *Combretum* pp., *Calycopteris*, *Guiera* (Combrétacées) ; *Dalechampia* (Euphorbiacées) ; *Mucuna* (Papilionacées) ; *Entada* (Mimosacées) ; *Ipomæa versicolor* (Convolvulacées) ; *Ceropegia mocrocarpa* (Asclépiadacées) ; *Crawfurdia volubilis* (Gentianacées).

Il n'y a rien d'anormal, chez ces espèces, dans le mode de fonctionnement du cambium, car celui-ci donne toujours du liber vers

l'extérieur et du bois vers l'intérieur. On ne saurait admettre que l'activité cambiale fournisse du liber des deux côtés ; l'explication

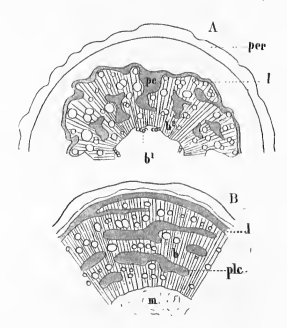



Fig. 76. — A. *Ipomæa versicolor*. Axe hypocotylé, d'après SCOTT et BREBNER B, *Dicella bracteosa*. Tige : *l*, liber ; *v*, vaisseaux ; *plc*, parenchyme ligneux criblé (d'après CHODAT).

nous paraît beaucoup plus simple. En effet, les tissus jeunes, issus du cambium dans les deux directions, sont morphologiquement équivalents, et on peut considérer que la différenciation ligneuse en direction centrifuge et libérienne en direction centripète, est simplement un caractère phylétique fondamental des plantes à formations secondaires. Si des tubes criblés prennent naissance dans le parenchyme centrifuge, que nous appelons parenchyme ligneux, il n'y a dans ce phénomène rien qui puisse troubler profondément les idées admises sur la structure des végétaux.

La seule chose intéressante dans ce cas serait de connaître les raisons biologiques ou bio-mécaniques, multiples selon toute vraisemblance, qui contraignent certains végétaux à acquérir un nombre plus élevé de tubes criblés, et à les placer dans une région toute autre que celle qui les contient, chez les plantes dont le mode d'accroissement est normal.

Beaucoup de végétaux sur lesquels nous attirerons prochainement l'attention, possèdent de même du *parenchyme ligneux criblé*, et le phénomène est plus particulièrement fréquent dans les grosses racines des plantes, qui présentent du tissu criblé périmédullaire dans la tige (Solanacées, Gentianacées, etc.).

**II. — Le cambium perd son activité par places ou bien progressivement sur toute sa longueur, et il apparaît, en dehors de lui, de nouvelles assises génératrices.**

1. *Liber interligneux* (type *Strychnos*). De petites plages du cambium cessent de fonctionner du côté ligneux pendant un certain temps, puis, à un moment donné, un arc cambial se reforme à travers le tissu péricyclique ou libérien, dont le fonctionnement normal inclut l'îlot de toutes parts au milieu du bois. Cette particularité se rencontre chez nombre de végétaux en dehors des Lianes, et comme pour la précédente, nous l'étudierons plus longuement dans un chapitre spécial.

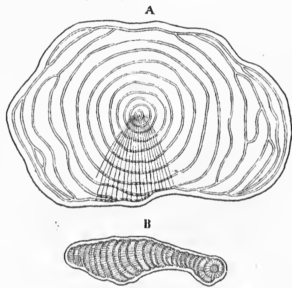



Fig. 77.—A, *Abuta Selloana* ; B, *Anomospermum grandifolium*. Dans la fig. A, une petite portion seulement représente l'arrangement des faisceaux (d'après SCHENCK).

2. L'activité du premier cambium cesse progressivement et il se forme soit en anneau, soit suivant des arcs successifs disposés

en cercle dans la zone interne de l'écorce, des cambiums nouveaux qui donnent naissance à des formations cribro-vasculaires.

Plusieurs rangées successives de ces assises génératrices peuvent apparaître. La croissance est régulière ou irrégulière; dans le premier cas, le tronc s'accroît également; dans le cas contraire, il prend une apparence extérieure aplatie, cannelée ou ailée latéralement (type *Menisperma*, fig. 77).

C'est ici que viennent se ranger les structures bien connues de beaucoup de Ménispermacées (*Abuta*, *Cocculus*, *Botryopsis*, *Anomospermum*, etc.), des *Wistaria*, *Rhynchosia* (Papilionacées) et de quelques plantes non grimpantes, telles que certaines Capparidées, (*Forchammeria*, *Cadaba*, etc.), les *Avicennia* (Verbenacées, etc.).

3. Autour du cylindre vasculaire central, il apparaît de nouvelles formations par le même processus que précédemment, mais les cambiums complémentaires prennent naissance dans le péricycle dont l'épaisseur s'accroît considérablement. En dehors des Lianes, nous avons vu des phénomènes analogues chez les Chénopodiacées, Amarantacées, Nyctaginées, Aizoacées, etc.; les *Dracæna*, *Yucca*, diverses Dioscoréacées; des Gymnospermes, comme les *Gnetum*, *Cycas*, *Encephalartos*, etc., etc.

Schenck (1) considère cette anomalie chez les Lianes qui la renferment, comme n'étant en aucune façon, un caractère adaptationnel. Il présume qu'elle existait avant l'adaptation de ces plantes

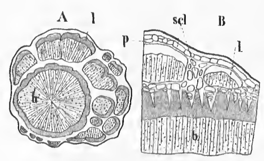



Fig. 78. — *Paullinia pseudota* Raldk. — A, coupe schématique d'un tronc; B, coupe schématique grossie : *scl*, sclérenchyme péricyclique; *p*, parenchyme péricyclique; *b*, bois; *l*, liber (d'après Schenck).

(1) Loc. cit, p. 20, t. II

à la faculté de grimper (clématisme). Elles l'ont conservée comme une particularité utile, concordant très bien avec leurs nouveaux besoins ; fréquemment même, cette particularité s'est développée davantage.

Suivant le plus ou moins de régularité dans l'apparition des cambiums complémentaires, les faisceaux libéroligneux formés sont plus ou moins réunis ou séparés par de larges bandes de parenchyme ; ils semblent répartis sans ordre apparent comme chez les *Hebanthe*, *Chamissoa* (Amaranthacées), *Seguiera* (Phytolaccacées), *Bougainvillea* (Nyctaginées), *Fragariopsis* (Euphorbiacées), *Wistaria*, *Mucuna* (Papilionacées), *Paullinia* (Sapindacées).

Quelquefois le cylindre ligneux se disloque, les cordons ligneux s'écartent les uns des autres en formant des bourrelets ou des cordons que la structure extérieure accuse nettement comme chez les *Dalechampia* (Euphorbiacées). Enfin, il peut se produire un accroissement excentrique qui vient compliquer à l'extrême la disposition du système libéroligneux.

4. Les formations libéroligneuses nouvelles prennent naissance dans le liber issu du premier cambium.

Chez les *Phytocrene*, les cambiums secondaires apparaissent à la fois dans le péricycle et le liber. Les mêmes complications que dans le cas précédent peuvent apparaître ; aussi dans les troncs

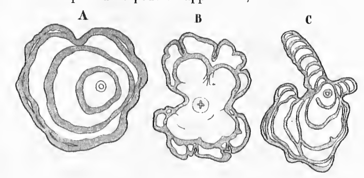



Fig. 79. — A, *Machærium tounateifolium* Taub. ; B, *Bauhinia rubiginosa* Bong. ; C, *Machærium aculeatum*.

âgés, l'origine des cordons libéroligneux n'est-elle plus reconnaissable.

Le type de ces anomalies est fourni par les *Bauhinia* (Césalpiniées), les *Serjania* (Sapindacées), *Machærium* (Papilionacées),

certains *Convolvulus*, *Ipomæa* (Convolvulacées), beaucoup de Bignoniacées et le *Chiococca racemosa* (Rubiacées).

**III. — Formation de tissu cribro-vasculaire à la périphérie de la moelle (1).**

Ces formations se rencontrent chez le *Tecoma radicans* (Bignoniacées) où elles peuvent servir de type. On ne doit les consi-

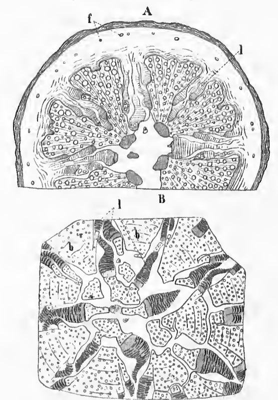



Fig. 80. — A, *Bignonia* sp. (H.-S. 119, Blumenau). — Jeune tronc de 8mm d'épaisseur : *l*, liber ; *b*, bois ; *f*, îlots de fibres. — B, *Bignonia unguis* Bur. Partie centrale du tronc, montrant la dislocation du corps ligneux et le fonctionnement des cambiums locaux ; les stries transversales dans les coins libériens indiquent les strates de fibres (d'après SCHENCK).

dérer comme spéciales aux Lianes, que dans le cas où des crevassements du corps ligneux apparaissent par suite de l'activité de ce nouveau cambium (*Phytocrene*, *Iodes tomentella*). Les *Mendozia* (Acanthacées), *Willughbeia firma*, *Apocynum cannabinum*

(1) Ces formations ont été décrites précédemment, p. 146-147).

(Apocynacées) et *Periploca græca* (Asclépiadées) présentent, avec des degrés de complication variables, des fascicules cribro-vasculaires dans la moelle. Nous savons déjà qu'on en rencontre dans de nombreux genres de plantes non grimpantes (*Rheum, Rumex, Acanthus, Campanula, Phyteuma*, etc.) et l'*Acantholimon glumaceum* (d'après SCOTT et BREBNER [188].

**IV. — Le cylindre ligneux, primitivement plein, se crevasse dans la suite du développement, à cause de la dilatation produite par les éléments parenchymateux du bois, des rayons médullaires et de la moelle. Des nouveaux cambiums peuvent apparaître au contact des cordons ligneux disloqués et les accroître, en même temps qu'ils donnent des coins libériens vers l'extérieur (fig. 80, 81).**

C'est ainsi que se produisent les anomalies si particulières de la plupart des *Bignonia* (Bignoniacées), *Tetrapteris* (Malpighiacées), des *Mendozia* qui possèdent en plus des fascicules cribro-vasculaires périmédullaires.

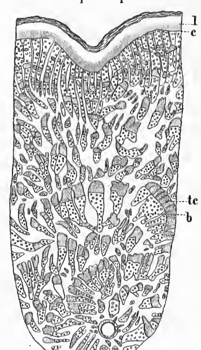



Fig. 81. — *Stigmaphyllum acuminatum* Juss. — Le cylindre central est formé d'une multitude de cordons libéroligneux (d'après SCHENCK).

Beaucoup de Bauhinia qui présentent des particularités précédemment décrites, rentrent dans ce groupe.

Chez le *Stigmaphyllum* (Malpighiacée) ; le corps ligneux reste toujours entouré d'un cambium continu, mais il est extrêmement peu lignifié. Au contact des amas ligneux plongés dans le parenchyme, il se forme un cambium qui les accroît et donne aussi du tissu criblé vers l'extérieur; il en résulte une structure d'un aspect tout à fait particulier.

Cette plante offre un curieux exemple de la diversité des modes de différenciation des tubes criblés dans la région ligneuse.

**V. — La structure disloquée du cylindre ligneux apparaît dès sa formation ; chaque corps ligneux s'accroît pour son propre compte en s'entourant d'un cambium. Le fonctionnement de celui-ci vers l'extérieur, donne du liber (Sapindacées).**

Les Sapindacées nous offrent de nombreux exemples de ces formations.

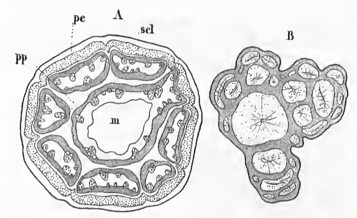



Fig. 82.—A, *Serjania grandiflora;* B, *Thinouia scandens α genuina* Raldk. *pc,* parenchyme cortical; *pp,* parenchyme péricyclique ; *scl,* sclérenchyme (d'après SCHENCK).

La fig. A montre un jeune tronc de *Serjania*, dans lequel chaque cordon ligneux est entouré d'un cambium et d'une zone libérienne continue. L'accroissement des amas libéroligneux est autonome et se fait par chaque cambium. La structure, si les cordons ligneux sont nombreux, peut devenir extraordinairement compliquée, surtout si la croissance est plus ou moins excentrique (fig. B).

Tels sont les principaux modes d'accroissement spéciaux aux plantes grimpantes, sur la signification biologique desquels nous nous réservons de revenir dans un chapitre ultérieur.

# CHAPITRE III.

## Sur la présence du tissu criblé en dehors de la région libérienne normale.

---

### TISSU CRIBLÉ EXTRALIBÉRIEN

#### A. — Historique et généralités.

Parmi les dispositions spéciales du tissu criblé que nous avons rencontrées dans beaucoup de plantes et qui ont fait l'objet d'une étude particulière, on a vu qu'il peut se produire du tissu criblé surnuméraire en dehors de la région libérienne. Ce tissu, disposé le plus généralement par petits îlots, est réparti dans la moelle, ou simplement à la périphérie de celle-ci ; il n'est pas rare non plus de rencontrer de semblables îlots inclus dans l'intérieur de l'anneau ligneux, et enfin on peut citer l'exemple des *Cucurbita* qui présentent des tubes criblés dans le parenchyme cortical. L'étude de ce tissu criblé extralibérien, ayant une importance taxinomique assez grande, mérite de faire l'objet d'un chapitre particulier.

Ce fut Hartig [43] qui le premier, en 1854, observa du liber interne dans une Cucurbitacée, puis H. v. Mohl [71], l'année suivante, chez les Asclépiadacées. Hanstein [37] le signale ensuite dans un grand nombre d'espèces appartenant aux Apocynacées, Solanacées, Composées liguliflores ; la même année (1864), Sanio [85] l'étudie chez le *Tecoma radicans* et Schreiber [184] chez les Lythracées. C'est à F. Müller en 1866, que l'on doit la première observation de tissu criblé à l'intérieur du bois, chez le *Dicella* et le *Strychnos*.

En 1867, Van Tieghem [200] constate la présence du liber interne dans les grosses racines de certaines Aroïdées, puis plus tard chez les *Dracæna* et chez les Cucurbitacées. Citons encore les

recherches de Bureau [109] sur les Bignoniacées, celles de Vöchting [210] sur les Mélastomacées, et les observations de Russow [81] dans son mémoire sur le faisceau conducteur.

En 1875, Vesque [97] signale la formation de liber intérieur chez les Cestrinées, les Borraginées, les Convolvulacées, les Loganiacées, les Apocynacées, les Asclépiadacées, les Scrophulariacées, les Acanthacées ; c'est aussi à ce savant, que l'on doit les premières remarques sur les îlots libériens inclus dans le bois des *Chironia linoides*, *Hexacentris coccinea*, *Thunbergia grandiflora*.

De Bary [4] cherche à expliquer les anomalies signalées par F. Mueller et en signale d'autres, chez certaines Myrtacées ; Petersen [164] montre que le liber interne est représenté chez toutes les Convolvulacées, et Weiss [215] qui étudie ces formations dans les Aquilariées, les Composés Liguliflores et les Lobéliacées, aborde l'étude de leur signification physiologique.

Depuis cette époque, de nombreux mémoires sur l'anatomie comparée des végétaux renferment des observations incidentes sur les anomalies de structure du système libéroligneux. Nous ne citerons que ceux d'entre eux qui ont directement rapport à notre sujet.

En 1885, apparaissent deux importants travaux. C'est d'abord celui de Hérail [45], sur les formations conductrices anormales de la tige, dans lequel il consacre une large part de ses recherches à l'étude du liber interne. Il propose de nommer ce dernier ***liber médullaire*** ; car il pense qu'il est toujours d'origine franchement médullaire, et que seulement chez les Cucurbitacées, le liber interne appartient au faisceau.

Le nom de ***faisceaux bicollatéraux*** doit être conservé simplement dans ce cas. Pour cet auteur, la formation de liber médullaire n'est pas une adaptation de plantes volubiles ou grimpantes (Lianes), mais elle échappe en grande partie au mode de vie de la plante.

Solereder [193] synthétise les recherches de ses prédécesseurs et ajoute un grand nombre d'observations nouvelles. C'est ainsi qu'il découvre la présence d'amas criblés à l'intérieur du bois de seize nouveaux genres, parmi lesquels : ***Orphium***, ***Sarcostigma***, ***Memecylon***, ***Aquilaria***, ***Gyrinops***, etc.

On trouve encore vers cette époque un certain nombre d'observations sur le tissu criblé extralibérien dans les publications de Vuillemin [212] sur les Composées ; de Van Tieghem et Morot

[209], sur les Stylidiées ; de Morot [151] sur les Basellacées ; de Lignier [144] sur les Acanthacées et sur les Calycanthacées, Mélastomacées et Myrtacées.

En 1889, Scott et Brebner [187] reprenant l'étude morphologique des *Strychnos*, donnent une explication un peu différente de celle de Hérail, sur le mode de formation des îlots interligneux criblés.

L'année suivante, Lamounette [55] entreprend une série de recherches sur le liber interne dans les tiges et en particulier dans l'axe hypocotylé, et ses conclusions les plus générales peuvent se résumer ainsi :

1° Le tissu libérien interne, quels que soient d'ailleurs ses caractères particuliers de structure, est une formation anormale due à une évolution spéciale de quelques cellules parenchymateuses et indépendante de la formation du faisceau libéroligneux auquel ce tissu est adjoint.

2° Le liber interne apparaît parfois au-dessus de l'insertion des cotylédons, et quand il existe dans l'axe hypocotylé, il n'est pas toujours en connexion intime avec le liber de la racine.

3° Dans la tige, il se produit soit au même moment que les autres éléments libéroligneux (Cucurbitacées), soit très tardivement (Basellacées). Entre ces deux cas extrêmes, on rencontre tous les intermédiaires.

4° L'indépendance constante du liber interne existe toujours au début de sa formation ; ce n'est que par suite de développement rapide du liber médullaire que celui-ci vient se mettre sous la dépendance du faisceau normal. Il n'existe donc pas en réalité de faisceaux bicollatéraux, pas même chez les Cucurbitacées.

L'anatomie comparée des Méméeylées, étudiée par Van Thieghem [204] en 1891, fournit à ce savant l'occasion d'intéressantes observations sur les formations surnuméraires de faisceaux conducteurs. Dans une note spéciale [206] il abandonne les expressions impropres de liber interne et liber médullaire, car les mots liber et bois s'appliquent à des régions. Il propose de désigner ces formations sous le nom de *tubes criblés extralibériens* en faisant suivre cette appellation d'un qualificatif indiquant la région qui les possède.

Hérail [130], Mlle Frémont [31], puis Beauvisage [6] décrivent la formation d'îlots criblés dans les racines d'un assez grand nombres d'espèces. Scott et Brebner [188] reprennent alors la question

du liber interne au point de vue anatomo-physiologique. Ils admettent toujours la bicollatéralité des faisceaux, en dépit des observations de Hérail et Lamounette, mais ils ne s'occupent guère du développement, qu'ils supposent certainement variable dans les différents cas. Les conclusions de ces auteurs portent surtout sur la signification physiologique du tissu criblé interne, et nous aurons l'occasion de revenir sur ce sujet.

Au Congrès international de botanique de Gênes, en 1892, R. Chodat [113] reprend l'étude des anomalies du bois, en s'occupant surtout du mode de développement des îlots criblés inclus dans le bois. Sur la foi de de Bary, la plupart des auteurs et Solereder entre autres, admettaient que l'origine de ces tubes criblés doit être cherchée dans le fonctionnement alternatif du cambium, qui donnerait en direction centrifuge et par places, tantôt du liber, tantôt du bois. Hérail avait déjà combattu cette opinion.

Dans le *Strychnos*, par endroits, le cambium cesse de fonctionner du côté ligneux, mais il continue à fournir du liber pendant un certain temps ; il en résulte un amas criblé, limité latéralement par du bois. A un moment donné, il se reforme dans le péricycle un cambium surnuméraire, en face de la région anormale, et du fonctionnement de ce cambium, il apparaît une sorte de pont ligneux qui enferme l'îlot de toutes parts. Hérail étend aux *Thunbergia* et *Hexacentris*, ce qu'il a démontré pour le genre *Strychnos*. Scott et Brebner confirment pleinement cette manière de voir pour les *Strychnos*, mais ils émettent un doute pour d'autres cas (*Asclepias obtusifolia*, *Chironia*, *Erisma*, *Thladiantha dubia*), dans lesquels, pour eux, les anomalies sont produites suivant le mode imaginé par De Bary. Wille [217] et Kolderup-Rosenvinge [135] citent des exemples analogues de formation centrifuge des îlots libériens inclus. Pour Van Tieghem, le développement de ces derniers chez le *Memecylon* est entièrement comparable à ceux des *Strychnos* ; de même pour Schenck (1) chez le *Mucuna* ; Chodat [112] décrit chez *Dicella*, un développement différent, qu'il retrouve dans le *Thunbergia laurifolia*. Roulet [171] étend l'observation faite sur cette dernière plante, à tout le genre.

Les conclusions de Chodat sont d'une grande importance et peuvent être résumées ainsi :

1° Les tubes criblés inclus dans le bois peuvent avoir une double

(1) In Chodat. Atti del Congresso Bot. internat. Gênes 1892. p. 147.

origine. Les uns sont dus à l'arrêt momentané de fonctionnement centrifuge, de petites portions du cambium (*Strychnos*); les autres proviennent de la différenciation criblée de certaines cellules de parenchyme ligneux ; ils sont par conséquent produits en direction centrifuge. C'est le cas des *Dicella*, *Stigmaphyllum* (Malpighiacées), *Thunbergia*, *Hexacentris*, *Barleria* (Acanthacées), etc. ;

3° Les îlots de tubes criblés issus du premier fonctionnement et que l'on rencontre seulement dans trois genres : *Strychnos* (Logamiacées), *Memecylon* (Melastomacée), *Guiera* (Combrétacée), doivent recevoir le nom d'*îlots libériens* ;

3° Le tissu criblé provenant du deuxième mode décrit et qui renferme la majorité des cas, doit être désigné sous le nom de *xylème criblé*.

Quelques années plus tard, n'ayant pas eu connaissance des recherches de Chodat, nous avons communiqué [160, 161] un certain nombre d'observations sur le tissu criblé extralibérien des Gentianées, et nos conclusions en ce qui concerne les *Chironia*, *Orphium*, *Ixanthus*, *Crawfurdia*, confirment pleinement les vues de ce dernier auteur. Les îlots parenchymateux inclus dans le bois de beaucoup de racines des plantes de cette famille (*Gentiana Sweertia*, *Erythræa*,etc.) renferment des tubes criblés ; ils doivent être assimilés au xylème criblé. Il en est de même chez les *Thunbergia* et la *racine de Belladone*, contrairement à l'opinion de Beauvisage sur celle-ci.

Préoccupé comme Van Tieghem et Chodat de rendre la terminologie plus précise dans l'étude de ces questions, nous avons proposé de désigner les formations criblées extralibériennes, sous le nom général de *fascicules* ou *îlots* criblés. L'expression de *tubes criblés extralibériens* est trop spéciale, car il existe toujours, à côté des tubes criblés, des cellules de parenchyme libérien et même des fibres. Comme Van Tieghem, nous décrirons ces *fascicules criblés* comme *médullaires*, *périmédullaires*, *péricycliques*, *corticaux* ou *interligneux* (1), suivant la région dans laquelle on les rencontre.

(1) Avec beaucoup d'autres auteurs nous avions employé dans nos communications antérieures,le mot *intraligneux*,pour désigner les éléments criblés inclus dans le bois ; nous pensons que cette expression est impropre en s'en rapportant au sens étymologique des mots *inter* et *intra* Nous disons donc désormais, avec les auteurs allemands, *tissu criblé interligneux* (interxyläres Phloem), mais nous refusons l'expression intraligneux (intraxyläres Phloem) comme n'ayant pas assez de précision, et nous préférons celle de *tissu criblé périmédullaire* ou *médullaire*.

Dans le même travail et dans un autre plus important [162] nous avons montré qu'il peut s'adjoindre dans les îlots de tissu criblé des éléments vasculaires qui se forment par différenciation directe, dans l'îlot médullaire en voie de cloisonnement. Ces formations surnuméraires doivent être distinguées de la région libéroligneuse normale, avec laquelle elles n'ont aucun rapport. Ce sont des *fascicules cribro-vasculaires surnuméraires*. On peut les rencontrer dans beaucoup de cas, et toutes les fois qu'ils ne sauraient être rapportés à des traces foliaires, nous les nommerons *fascicules cribro-vasculaires médullaires*, *péricycliques* ou *corticaux*.

De semblables anomalies ont été signalées par HÉRAIL (*Centradenia*), puis VAN TIEGHEM (Mélastomées) et retrouvées par nous dans certains *Gentiana*.

Au point de vue du rôle physiologique, ces formations doivent être rapprochées de celles que l'on rencontre dans les Campanulacées, les Composées liguliflores, etc.

Pour terminer ce rapide exposé historique, il faut encore signaler les importantes recherches de L.FLOT[28] sur la zône périmédullaire de la tige, qu'il considère comme partie intégrante de la zône libéro-ligneuse et dont les éléments dans la région procambiale se distinguent toujours des cellules de la portion médullaire proprement dite.

Cette zône périmédullaire est le siège de certaines productions dues à l'activité génératrice de ses éléments propres.

« Certaines familles de plantes, dit l'auteur, sont caractérisées par la présence en dedans du cercle formé par les faisceaux ligneux, de groupes criblés ou cribro-vasculaires. L'étude du développement montre que ces formations apparaissent exclusivement dans la zône périmédullaire par la différenciation de certaines cellules internes du conjonctif externe primordial (*Œnothera*, Solanacées, *Tecoma*) ou de la zône périmédullaire (*Rumex crispus*, Acanthacées, Campanulacées, *Epilobium*). Dans certaines familles, ces faisceaux criblés sont isolés et naissent du recloisonnement de certaines cellules : les îlots sont alors formés de parenchyme et de tubes criblés (*Vinca*, *Erythræa*). Dans les Solanées, c'est quelquefois tout un groupe de cellules qui se cloisonne longitudinalement ; il se forme alors des fascicules de tissu criblé, du parenchyme et des fibres plus ou moins épaissies (divers *Solanum*, *Hyoscyamus*). Dans les Cucurbitacées, les cellules les plus internes du faisceau criblé interne sont parenchymateuses et allongées. »

Telles sont les conclusions qui nous intéressent dans le travail de Flot ; aucune observation n'est encore venue les infirmer et, personnellement, nous pouvons dire que chez les Gentianacées[162] le tissu criblé interne nous a toujours semblé d'origine périmédullaire. Dans les tiges adultes le rapprochement des îlots criblés, ou des fascicules cribro-vasculaires vers le centre de la moelle, est peut-être dû à l'accroissement en volume que subissent les cellules qui les séparent de l'anneau vasculaire normal : c'est ce que nous ne saurions encore affirmer d'une façon certaine.

### A. — Tissu criblé périmédullaire et médullaire

### (*Tissu criblé intraligneux*).

#### § 1. — Tige.

Le tissu criblé situé à l'intérieur de la zône ligneuse normale se rencontre dans un assez grand nombre de familles que nous allons passer rapidement en revue. Son mode de développement est toujours sensiblement le même ; on voit apparaître dans la zône périmédullaire de l'anneau méristématique, des foyers de multiplication qui donnent naissance à des groupes isolés de tubes criblés avec cellules-compagnes et parenchyme libérien. Quand la plante s'accroît, la plupart de ces tubes criblés demeurent répartis dans la région périmédullaire, mais on peut aussi en rencontrer fréquemment vers le centre de la moelle.

D'autres fois, les divisions se font irrégulièrement dans la zône périphérique de cette dernière, et il en résulte alors des bandes allongées de tissu criblé, qui peuvent se réunir et constituer un véritable anneau criblé, séparé des trachées primaires par quelques assises de parenchyme.

La plupart des familles, dans lesquelles la présence du tissu criblé médullaire est constante, possèdent un liber normal très réduit ou pauvre en éléments conducteurs

On ne connaît pas de Monocotylédones ni de Cryptogames vasculaires, présentant des fascicules criblés surnuméraires dans la tige ; ceci est évidemment une conséquence de la répartition de leurs faisceaux conducteurs normaux ; mais il n'en est pas de même chez les Dicotylédones.

DICOTYLÉDONES. — **Apétales.**

*Euphorbiacées.* — La tribu des Eucrotonées offre seule, dans cette famille, des amas criblés au pourtour de la moelle. Pax [158] a cependant signalé la même particularité dans le genre *Alchornea*.

**Dialypétales.**

*Vochysiacées.* — A l'exception de la tribu des Trigoniées, le tissu criblé surnuméraire existe dans la moelle des Vochysiacées, d'après Wille [217]; tantôt les bandes de ce tissu sont protégées par des fibres *(Vochysia laurifolia, oppugnata)*, tantôt elles sont réunies en anneau continu *(Qualea)*, mais il existe alors en plus de petits îlots épars dans la moelle. Souvent aussi un cambium apparaît au bord extérieur des amas criblés, qui augmentent alors de volume par suite de nouvelles formations. Les *Erisma* possèdent en outre du tissu criblé interligneux.

*Basellacées.*— Cette petite famille était autrefois rangée à l'état de tribu, parmi les Chénopodiacées. Morot [151] a cru devoir l'en séparer en raison de ses caractères anatomiques différents, et principalement à cause de la présence de tissu criblé périmédullaire.

*Thyméléacées.* — Les Thyméléacées et les Pénéacées sont fréquemment rangées parmi les Apétales ; les recherches anatomiques de Van Tieghem [208] ont montré qu'elles étaient en réalité assez éloignées les unes des autres. Les Thyméléacées présentent des affinités très grandes avec les Combrétacées, et les Pénéacées se rapprochent des Mélastomacées.

Les Thyméléacées renferment généralement des tubes criblés dans la zone périmédullaire et la tribu des Aquilariées se distingue par l'apparition d'îlots parenchymateux criblés, inclus dans le bois secondaire. Le tissu criblé périmédullaire manque dans la tribu des Drapétées, mais sa constance est absolue dans tous les autres genres.

Chez les *Daphne*, souvent, aussitôt après le développement des premiers tubes criblés périmédullaires, il apparaît à leur voisinage une véritable assise génératrice qui fonctionne en donnant, de dedans en dehors, de nouvelles formations criblées qui s'ajoutent aux premières ; l'îlot criblé s'accroît ainsi pendant un certain temps.

*Mélastomacées.* — L'étude complète de la morphologie interne des plantes de cette famille, est due à LIGNIER [144], à VAN TIEGHEM [204], qui a montré la présence constante de fascicules criblés dans la moelle. Il n'est pas rare de voir se surajouter à ces derniers quelques vaisseaux ligneux (*Melastoma*) par développement direct, sans apparition de cambium. Ces formations deviennent de véritables fascicules cribro-vasculaires ; elles peuvent aussi se rencontrer dans le parenchyme cortical.

VAN TIEGHEM, se basant sur la nature et la répartition de ces formations conductrices surnuméraires, a pu se se servir exclusivement des caractères qu'elles fournissent, pour la subdivision de cette famille en sections.

*Pénéacées.* — On sait que cette petite famille a été rapprochée de la précédente par quelques caractères et en particulier par la présence générale de tissu criblé médullaire (VAN TIEGHEM).

*Myrtacées.* — Leur anatomie a été étudiée avec soin par LIGNIER [144]. Elles renferment toujours du tissu criblé au pourtour de la moelle. La tribu des Lécythidées fait seule exception, comme l'avaient vu précédemment COSTANTIN et DUFOUR [115].

*Myoporacées.* — BRIQUET [107] a signalé le tissu criblé dans la région médullaire des espèces du genre *Oftia*, et a proposé d'en faire la tribu des Oftiées.

*Polygonacées.* — D'après PETERSEN [164], chez les Polygonacées, on rencontre les formations surnuméraires qui nous intéressent, dans le genre *Emex*.

*Combrétacées.* — Toutes les Combrétacées présentent du tissu criblé périmédullaire dans la tige. Le genre *Macropteranthes* fait seul exception ; de plus, chez les *Laguncularia* et *Lumnitzera*, ce tissu surnuméraire est extrêmement réduit. Quelques genres possèdent aussi des îlots criblés interligneux.

*Œnothéracées.* — D'après PARMENTIER [157], à qui l'on doit les recherches les plus récentes concernant les plantes de cette famille, la présence de tissu criblé à la périphérie de la moelle est un excellent caractère, que l'on retrouve presque constamment dans la tige.

Chez l'*Isnardia palustris*, un certain nombre de cellules périmédullaires se cloisonnent tardivement ; elles donnent alors un méristème, dont le fonctionnement, en quatre endroits différents,

fournit autant de massifs dans lesquelles apparaissent des tubes criblés et du parenchyme libérien.

Beaucoup d'*Haloragis*, les *Myriophyllum*, les *Gunnera*, les *Trapa* et les *Hippuris* ne possèdent pas de fascicules criblés à la face interne du bois.

**Gamopétales.**

*Asclépiadacées.* — *Apocynacées.* — *Solanacées.* — Le tissu criblé périmédullaire est constant chez tous les représentants de ces trois familles. Il se présente sous la forme d'îlots le plus sou-

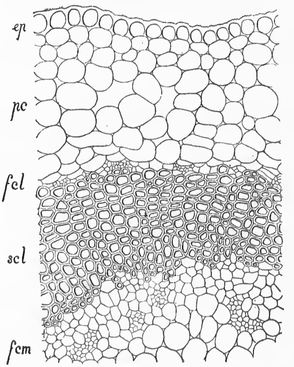



Fig. 83. — Tige adulte de *Gentiana ciliata* : *scl*, bois scléreux; *fcm*, fascicules criblés périmédullaires; *fcl*, fascicules criblés libériens; *pc*, parenchyme cortical (fig. originale).

vent peu volumineux, généralement petits et épars chez les Solanacées. Ils sont répartis surtout à la périphérie de la moelle, et on les rencontre aussi chez les Cestrinées et les Salpiglossidées, deux petites sous-familles rattachées aux Solanacées.

*Gentianacées.* — Toutes les Gentianacées possèdent à la périphérie de la moelle de la tige un certain nombre de petits îlots de tissu criblé (fig. 83). Le liber normal de ces plantes est très réduit, et se présente, comme chez la plupart des Gamopétales, sous la forme d'une bande étroite de parenchyme, dans laquelle les foyers de multiplication donnent naissance à de petites plages de tubes criblés étroits. La lignification est très rapide chez les Gentianées, et souvent elle atteint tout le parenchyme jusqu'à l'endoderme, sauf les tubes criblés. On observe de la sorte un liber réduit aux seuls îlots de tubes criblés adossés au sclérenchyme ligneux (fig. 83).

Les îlots criblés surnuméraires de la moelle ont une origine contemporaine de celles des tubes criblés de la région libérienne normale (1) ; ils apparaissent généralement avant la différenciation des premières trachées. On sait aussi que l'on rencontre parfois chez certains *Gentiana* des fascicules cribro-vasculaires, ré-

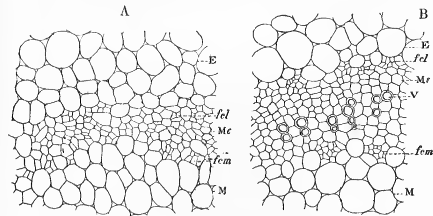



Fig. 84. — Jeune tige de *Chlora serotina*. A, anneau méristématique vasculaire *Me*, situé entre les zones corticales E et médullaire M. Les divisions qui donneront naissance aux tubes criblés apparaissent du côté externe *fcl* et interne *fcm*. B, état un peu plus avancé : les divisions secondaires apparaissent dans le méristème, les fascicules criblés libériens *fcl* et périmédullaires *fcm* sont bien différenciés (fig. originale).

partis surtout sur la partie centrale de moelle ; de même quelques genres renferment du tissu criblé interligneux.

(1) Pour plus de détails sur ce développement, voir : Perrot, *Anatomie comparée des Gentianacées*. Ann. sc. nat. bot., 8e s., t. VII, 1899.

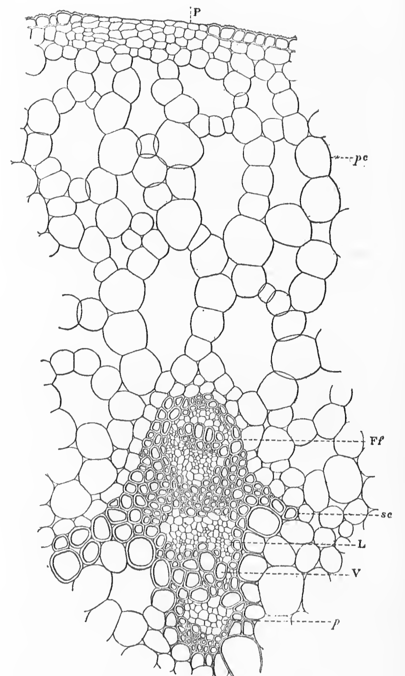



Fig. 85. — Rhizome de ***Villarsia exaltata*** : *p*, plage épidermique modifiée ; *pc*, parenchyme cortical ; *sc*, sclérenchyme ; *Ff*, faisceau foliaire à orientation inverse ; *L*, liber ; *V*, vaisseaux ; *p*, parenchyme conducteur surnuméraire (fig. originale).

Chez les Ményanthées, les tubes criblés périmédullaires ont disparu ; il persiste cependant à la pointe des faisceaux libéro-ligneux un amas de tissu parenchymateux souvent bien développé et que Vesque considère comme le représentant du tissu criblé périmédullaire des Gentianées terrestres. Cette sorte de parenchyme conducteur surnuméraire se rencontre dans toutes les espèces de Gentianées aquatiques ou palustres, mais nous n'avons jamais pu y déceler la présence de tubes criblés.

*Loganiacées.* — On rencontre dans les Loganiacées des îlots souvent volumineux de tissu criblé périmédullaire ; mais les deux tribus des Gartnérées et des Buddleiées en sont dépourvues. Ces îlots s'accroissent par des divisions qui se produisent sur leur face externe, et les cellules les plus âgées s'écrasent vers le centre des amas.

*Utriculariées.* — Les Utriculaires renferment des amas de tissu criblé médullaire, comme l'a démontré Hovelacque [46]. Ce caractère sépare ces plantes des *Pinguicula*, qui n'ont jamais de tissu criblé extra-libérien.

*Convolvulacées.* — Toutes les Convolvulacées renferment du tissu criblé périmédullaire ; cependant les espèces parasites (Cuscutes) font exception. On sait, de plus, que beaucoup d'espèces de cette famille sont des Lianes, et, comme telles, présentent un certain nombre d'anomalies sur lesquelles nous avons précédemment attiré l'attention.

*Cucurbitacées.* — On sait que les Cucurbitacées présentent des tubes criblés non seulement dans la région périmédullaire, mais encore dans le parenchyme cortical et jusque dans le collenchyme sous-épidermique (fig. 18). La petite tribu des Nandhirobées fait cependant exception.

*Composées Liguliflores.* — Les fascicules criblés internes peuvent être répartis soit à la périphérie de la moelle exclusivement, soit dans toute l'étendue de cette dernière. O. Kruch [136], qui s'est livré à une étude approfondie du tissu libéro-ligneux de ces plantes, n'a pas trouvé de relation directe constante entre ces faisceaux surnuméraires et ceux du cercle normal. Il pense que beaucoup d'entre eux doivent être considérés comme appartenant aux feuilles ou aux rameaux.

On rencontre aussi fréquemment dans la moelle des Liguliflores, des faisceaux foliaires concentriques à liber central.

Les fascicules criblés périmédullaires présentent souvent à l'intérieur, un petit îlot de parenchyme libérien sclérifié (*scl*, fig. 86, B), et d'ordinaire ils sont entourés d'une gaîne scléreuse qui se réunit à la gaîne mécanique des faisceaux normaux.

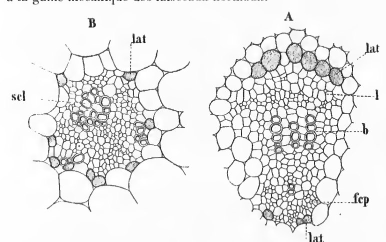



Fig. 86. — A, faisceau normal de la tige de *Tragapogon pratense* avec îlot criblé périmédullaire *fcp*, renfermant deux éléments vasculaires ; B, fascicule criblé médullaire périphérique du pédoncule florifère de *Hymenonema græcum* : *scl*, sclérenchyme libérien ; *lat*, laticifères (d'après Kruch).

Des éléments vasculaires peuvent se différencier sur le bord extérieur des amas criblés périmédullaires (fig. 86, A). Souvent, dans ce cas, un cambium analogue à celui que nous allons retrouver chez les Campanulacées, donne naissance à une assez grande quantité de tissu ligneux. Chez ces deux familles, les fascicules cribro-vasculaires surnuméraires dans la moelle sont assez fréquents.

En résumé, d'après O. Kruch, on rencontre des faisceaux médullaires constants chez les *Tragopogon*, *Helminthia*, *Sonchus*, *Scolymus*, *Podospermum*, *Hymenonema*, *Rodigia*, etc.

La plus grande partie des *Lactuca*, *Scorzonera*, *Leontodon*, présentent aussi cette particularité, qui se montre de même chez quelques espèces de *Crepis*, *Picris*, etc.

*Campanulacées*. — Comme les Liguliflores, certaines Campanulacées renferment des amas de tissu criblé périmédullaire, mais la plupart du temps un cambium prend naissance à la face externe de l'îlot; de son fonctionnement, résulte la formation de vaisseaux et de sclérenchyme ligneux. Souvent aussi du côté interne, quel-

ques divisions apparaissent dans les cellules de la moelle, et les éléments issus de ce cloisonnement s'élargissent, puis se sclérifient, formant une bande mécanique protectrice de l'îlot *(C. lamiiflora)*.

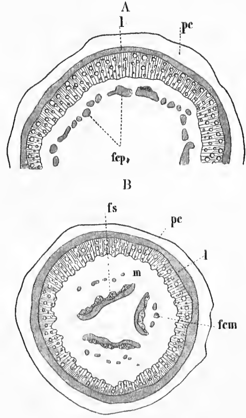



Fig. 87. — A, *Camp. Bononiensis*, coupe schématique montrant les nombreux îlots criblés périmédullaires ; B, *Phyteuma limonifolium*, avec petits îlots criblés épars dans la moelle et trois amas cribro-vasculaires centraux (fig. originale).

Chez certaines espèces, les îlots restent simplement criblés, réunis en bande annulaire complète *(C. pyramidalis)* ou isolés *(C. Bononiensis)*; chez d'autres, on ne trouve plus qu'un très petit nombre d'îlots criblés et beaucoup de bandes cribro-vasculaires *(C. Trachelium, glomerata)*.

Le *Phyteuma limonifolium* présente trois masses criblées centrales disposées en arc dans la tige très jeune. Plus tard, on voit

apparaître du bois vers l'extérieur, et çà et là des cellules médullaires sont le foyer de recloisonnements qui donnent de petits faisceaux criblés isolés (*fcm*, fig. 87, B).

En résumé, on trouve du tissu criblé ou cribro-vasculaire dans la moelle des *Camp. latifolia*, *Trachelium*, *rapunculoides*, *Bononiensis*, *pyramidalis*, *lamiifolia*, *cervicaria*, *glomerata*, *medium*, *Phyteuma limonifolium*, etc.

Les *C. medium* et *rapunculoides* n'ont jamais de faisceaux cribro-vasculaires ; les *Campanula* de la section *Rapunculus* et beaucoup de la section *Medium* sont dépourvus de tout tissu criblé extra-libérien. Enfin, les Lobéliées présentent toujours une structure normale.

Comme chez les Composées Liguliflores, le tissu criblé surnuméraire n'est pas contemporain des formations libéroligneuses normales, il se différencie tardivement aux dépens des tissus de la périphérie de la moelle. C'est ainsi que chez *C. medium* une jeune tige de 10cm de longueur et d'un diamètre de 1cm au moins, ne présente aucune formation surnuméraire de la moelle ; il en est de même chez *C. Trachelium*, *lamiifolia*, etc.

### § 2. — Racine.

Le tissu criblé médullaire a été signalé dans la racine des Aroïdées par Van Tieghem [200] en 1867 et en particulier chez les *Monstera*, *Heteropsis*, *Raphidophora*, etc.

On en rencontre de même chez les grosses racines des Pandanées (*Pandanus*, *Freycinetia*), des Cyclanthées (*Cyclanthus*). En 1871, ce savant signale la même apparition chez les *Dracæna* et divers Palmiers [94] et aussi chez les racines latérales à large moelle des Cucurbitacées. Plus tard, en 1889, il retrouve ces formations dans les racines latérales des *Vinca* (Apocynées) chez lesquelles « il se forme par recloisonnement longitudinal de certaines cellules situées vers la périphérie de la moelle tout autant de faisceaux criblés en correspondance avec les faisceaux ligneux primaires [202] ».

Chez les Monocotylédones citées plus haut, il n'y a pas de recloisonnement de cellules médullaires ; celles-ci se différencient directement en tubes criblés. Ces plantes n'ont pas de tissu criblé surnuméraire de la tige.

Les racines latérales du *Strychnos nux vomica* (Van Tieghem

[205]) développent après la chute de l'écorce, de petits îlots criblés périmédullaires.

En 1891, Scott et Brebner [188] signalent ces formations chez quelques autres *Strychnos*, et chez différents *Chironia*; Mlle Frémont [31] fait des observations identiques chez certains *Lythrum*, *Epilobium*, le *Peplis portula*, lesquels sont pourvus d'une moelle non sclérifiée.

Chez les Mémécylées, d'après Van Tieghem [204], les îlots de liber interligneux sont disposés dans la racine comme dans la tige, et leur mode de développement est exactement le même. Enfin Parmentier [157] a confirmé récemment les observations de Mlle Frémont, et rencontré du tissu criblé surnuméraire dans la moelle de la racine de quelques Œnothéracées.

B. — Tissu criblé inclus dans le bois. — *Tissu criblé interligneux.*

### § 1. — Tige.

Le nombre des plantes qui renferment, à l'intérieur du bois, de petits paquets de tissu criblé, est assez élevé; les recherches sur l'anatomie comparée amènent chaque jour de nouvelles observations sur ce sujet. Sans revenir sur l'exposé historique de la question, il est utile de remarquer que la présence des tubes criblés interligneux a été reconnue la première fois par Mueller, puis Vesque.

Leur origine discutée principalement par Solereder, Hérail, Scott et Brebner, paraît aujourd'hui bien connue. Van Tieghem et Chodat en particulier ont précisé leur mode de développement, qui se présente sous deux formes différentes. Le premier type est fourni par les *Strychnos*, les *Memecylon* etc... ; le deuxième, de beaucoup le plus répandu, se rencontre dans un assez grand nombre de genres, et les *Thunbergia*, bien étudiés par Roulet, en sont un excellent exemple. La tige et la racine peuvent renfermer simultanément cette particularité, mais elle se présente souvent dans la racine quand la tige en est dépourvue ; notre description portera d'abord sur cette dernière.

*1. — Ilots libériens interligneux.*

Type *Strychnos*. — La tige de tous les Strychnos possède de gros amas de tissu criblé médullaire (*lm*, fig. 88), et des rangées

concentriques de fascicules libériens plus ou moins développés à l'intérieur de l'anneau ligneux. Le bois de ces plantes est extrêmement lignifié et fibreux ; le péricycle se sclérifie de très bonne heure, et la zone libérienne normale est toujours peu épaisse.

Le bois ne montre d'îlots libériens qu'à partir de la seconde année chez le *Strychnos nux vomica* ; il peut apparaître plus tôt ou plus tard suivant les espèces.

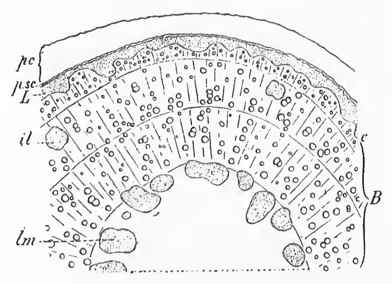



Fig. 88.— Coupe transversale schématique d'une tige de *Strychnos nux vomica*; — *p c*, parenchyme cortical; *p. sc*, péricycle sclérifié; *L*, liber; *c*, cambium. *B*, bois ; *il*, îlot libérien intraligneux ; *lm*, amas libérien périmédullaire. (fig. originale).

Le corps ligneux forme extérieurement des cannelures peu profondes, dans lesquelles pénètre le cambium qui se présente sur une coupe transversale avec des sinuosités plus ou moins accentuées. Le liber est généralement parenchymateux ; il contient parfois des fibres dans les tiges âgées, et les tubes criblés, comme c'est le cas chez beaucoup de Gamopétales, sont réunis par petits paquets visiblement distincts.

La formation de l'îlot libérien inclus débute généralement en face de l'un de ces paquets criblés. Pour cela, le cambium cesse de donner naissance à du bois, sur une certaine étendue. L'accroissement ligneux continue sur les côtés ; et pour suivre cet accrois-

sement dans les endroits d'arrêt de formation ligneuse, il se fait une production exagérée de liber dans la direction normale.

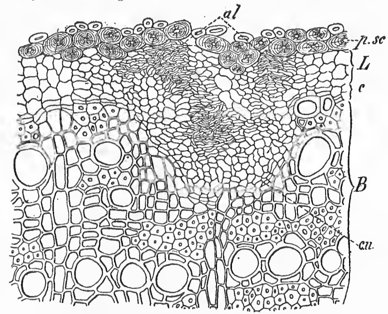



Fig. 89. — Coupe transversale montrant le début de la formation d'un ilot libérien interligneux. — *p. sc*, péricycle scléreux; *L*, liber; *al*, amas libérien; *c*, cambium normal; *B.*, bois; *c. u.*, cambium unilatéral. — Grossissement 250 diamètres (fig. originale).

L'anfractuosité libérienne s'agrandit ainsi pendant un certain temps, par le fonctionnement unilatéral centripète de l'arc cambial qui en tapisse le fond ; celui-ci, quoique séparé du cambium normal, continue à donner de nouveaux éléments libériens vers l'extérieur.

L'occlusion de cette anfractuosité se fait de la façon suivante :

A un moment donné, on voit apparaître quelques cloisonnements dans le parenchyme libérien qui relie les deux bords du cambium normal interrompu. Ces cloisonnements se manifestent sur les bords de l'anfractuosité (Perrot [159]) ou bien en n'importe quel endroit de cette zone parenchymateuse (Scott et Brebner [187], Sauvan [179]).

Quoi qu'il en soit, les cloisonnements gagnent de proche en proche les cellules voisines, et constituent un véritable arc cambial complémentaire qui donne du bois avec la même activité que le

cambium normal. Il ne tarde pas à se rattacher avec celui-ci, pour reconstituer la continuité de l'assise génératrice libéroligneuse.

Scott et Brebner donnent à l'arc cambial secondaire, dont le fonctionnement effectue l'inclusion du massif libérien, le nom de *cambium complémentaire*.

Le phénomène ne se termine pas là ; en effet. le cambium intérieur de l'îlot ne perd pas immédiatement son activité. Des éléments nouveaux se produisent encore pendant un certain temps et nous avons même pu voir quelques cloisonnements se former

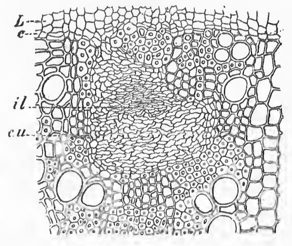



Fig. 90. — Coupe d'un îlot libérien intraligneux, au moment de la reprise du fonctionnement normal du cambium. — *L*, liber; *c*, cambium normal; *il*, îlot libérien ; *c u*, cambium unilatéral.

dans les cellules qui entourent l'îlot latéralement ; ce fait nous avait fait croire à une véritable continuité du cambium normal pendant toute la formation de l'îlot. Un fait vient cependant à l'appui de cette hypothèse combattue par Sauvan, c'est la disposition caractéristique des éléments qui composent le massif inclus. Par suite de l'activité de l'assise génératrice interne, il y a écrasement constant des cellules vers la région centrale. Si l'arc cambial ne fonctionnait que radialement, comme le pensent Scott et Sauvan, l'écrasement se ferait sentir surtout dans les parties situées contre les éléments ligneux de fermeture ; or, il n'en est rien. Les parties écrasées de l'îlot sont toujours un peu excentriques vers l'extérieur, mais voisines du centre. Ce détail histologique n'a d'ailleurs aucune

importance pour la signification morphologique et physiologique du fascicule criblé inclus.

Hérail pensait que le cambium supplémentaire était péricyclique, mais si le fait peut se produire, il est en tous cas exceptionnel ; l'assise génératrice qui produit l'occlusion de l'îlot prend naissance dans le liber lui-même.

Dans la racine, on trouve les mêmes formations, et leur origine est absolument analogue ; de plus, dans les grosses racines pourvues de moelle, il existe des amas libériens périmédullaires.

Chez les Mémécylées, Van Tieghem a décrit un mode de développement des îlots libériens interligneux, qui concorde en tous points avec ce que nous venons de décrire chez les Strychnos. Une assise génératrice complémentaire produit une sorte de pont ligneux qui obture l'anfractuosité remplie de tissu libérien.

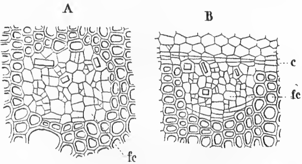



Fig. 91. — Développement d'un îlot liber interligneux chez les Mémécylées (Van Tieghem).

Les faits sont les mêmes chez les *Guiera* (Combrétacées) d'après Chodat.

## 2. *Parenchyme ligneux criblé (Xylème criblé de Chodat).*

Les *Thunbergia* et *Hexacentris*, qui vont servir de type pour cette description, possèdent avec quelques autres genres de la famille des Acanthacées, des amas de parenchyme criblé inclus dans le bois. Le cylindre ligneux de ces espèces est hétérogène. Les vaisseaux sont généralement réunis en quatre ou six régions principales assez distinctes, qui sont reliées entre elles par du sclérenchyme ligneux ne contenant que de rares vaisseaux. C'est dans cette région ligneuse intervasculaire, que l'on rencontre les

amas parenchymateux criblés dont il vient d'être question. CHOLAT, puis ROULET, qui se sont surtout occupés de l'anatomie de

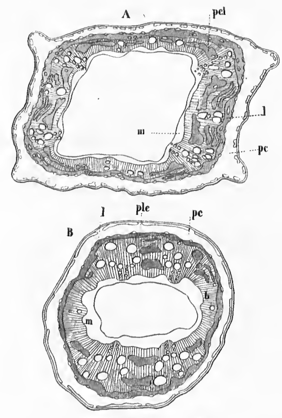



Fig. 92. — A, *Thunbergia grandiflora*. B, *Hexacentris parva* : Schémas de la structure de la tige ; *pcl*, parenchyme ligneux criblé (d'apr. ROULET).

ces espèces, ont montré que cette particularité de structure ne provient pas ici, comme dans les *Strychnos*, d'un fonctionnement anormal du cambium.

Entre les vaisseaux, sur des régions de longueur variable, les cellules issues de l'activité centrifuge du cambium ne se lignifient pas, ce qui produit des bandes de dimension plus ou moins grandes, composées exclusivement d'éléments parenchymateux. Le phénomène continue, et ces lames acquièrent en épaisseur quelques assises; c'est alors que la lignification réapparaît. Parfois elle débute en deux points opposés, au contact des vaisseaux.

pour se rapprocher de plus en plus et se rejoindre finalement vers le milieu de l'espace intervasculaire. Mais les premiers éléments

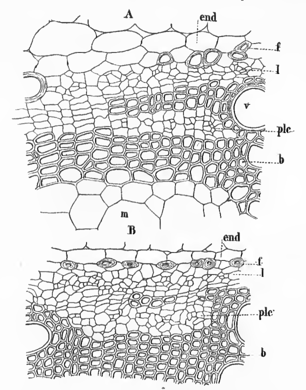



Fig. 93. — Formation d'un pont ligneux : A, *Hexacentris coccinea*; B, *Thunbergia laurifolia* (d'après Roulet); *plc*, bande de par. ligneux criblé.

liquifiés peuvent aussi apparaître en un point quelconque de l'espace compris entre les éléments ligneux les plus voisins et s'étendre jusqu'à eux. De toutes façons, il se produit ainsi une sorte de *pont ligneux* qui inclut une bande de parenchyme ligneux; c'est alors que par des divisions longitudinales aux dépens de ce dernier, il se développe des tubes criblés et des cellules-compagnes.

Le tissu criblé interligneux des *Thunbergia* n'est donc autre chose que du *parenchyme ligneux criblé* (Xylème criblé de Chodat).

Chez les Gentianées, Vesque et Solereder ont signalé la présence de petits îlots criblés interligneux dans l'*Orphium frutescens* et quelques *Chironia*; nous avons montré que cette particularité était

presque constante dans toutes les espèces de ce dernier genre, et qu'on la retrouvait en plus chez l'*Ixanthus viscosus* et quelques *Crawfurdia*. Le mode de développement décrit dans notre mémoire [161] est de tous points semblable à celui que l'on rencontre chez les *Thunbergia* (fig. 92). Il en est de même chez les Aquilariées d'après Van Tieghem [207]. Scott signale des formations analogues dans l'axe hypocotylé d'*Ipomæa versicolor* (fig. 94, B).

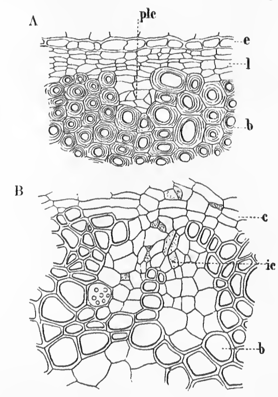



Fig. 94.— A, *Chironia peduncularis*. Coupe transversale montrant la formation d'un îlot criblé interligneux *plc; e*, endoderme; *l*, liber (fig. originale). — B, coupe dans l'axe hypocotylé d'*Ipomæa versicolor* : l'îlot criblé est presque inclus, des nombreux tubes criblés *ic* sont différenciés (d'après Scott).

Chez quelques Gentianées, dans les tiges âgées, on voit fréquemment des îlots de tubes criblés inclus à la périphérie interne de l'anneau ligneux (1). Leur origine est due à des foyers de mul-

(1) Voir E. Perrot, *Anatomie des Gentianacées*. Ann. sc. nat. bot., 8 s., t. VII (fig. 1, 2, Pl. V).

tiplication apparus dans les cellules du méristème, voisines des points de différenciation des premières trachées; plus tard, la lignification a intéressé tous les éléments qui les entourent et ces petits paquets de tubes criblés se sont ainsi trouvés inclus. Ces petits îlots interligneux sont morphologiquement les équivalents des îlots criblés périmédullaires.

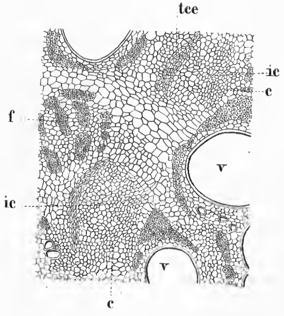



Fig. 95. — *Stigmaphyllum acuminatum*. Portion du cylindre ligneux montrant le développement des coins libériens dans le bois secondaire ; par suite il s'établit de petites assises génératrices au contact des amas vasculaires isolés primitivement dans le parenchyme ligneux secondaire ; *ic*, îlot criblé ; *tce*, tissu criblé écrasé (d'après Schenck).

Une liane de la famille des Malpighiacées (*Stigmaphyllum acuminatum*) présente une anomalie tout à fait spéciale (fig.81,95). D'après Schenck[151], le cylindre ligneux est d'abord extrêmement parenchymateux et renferme de nombreux amas plus ou moins volumineux de vaisseaux accompagnés de sclérenchyme ligneux. De très bonne heure, du côté externe de chacun de ces amas lignifiés, il apparaît un cambium dans les cellules parenchymateuses contiguës. L'activité de cette assise génératrice donne alors naissance à des paquets de liber du côté externe, et à quelques éléments ligneux du côté interne. Au fur et à mesure de l'accroissement de

la tige, ces faisceaux tertiaires grandissent et donnent l'aspect présenté par la fig. 95.

En résumé, le *tissu criblé interligneux* que l'on peut rencontrer dans la tige des végétaux possède trois origines distinctes.

Tantôt c'est un véritable *îlot libérien* (type *Strychnos*); tantôt il est constitué par des amas de parenchyme ligneux dans lequel se sont différenciés des tubes criblés(*Thunbergia*, *Gentiana*, *Aquilaria*, etc.).

Il peut enfin avoir une *véritable origine tertiaire*, par suite du fonctionnement de petits cambiums locaux prenant naissance à l'intérieur du parenchyme ligneux secondaire (type *Stigmaphyllum*).

De ce qui vient d'être dit, il résulte que la présence du tissu criblé interligneux dans la tige est actuellement bien connue chez un certain nombre de familles que nous allons énumérer.

I. — Dialypétales :

Thyméléacées : *Aquilaria*, *Gyrinops*, *Gyrinopsis*, *Linostoma*, *Lophostoma*, *Synaptolepis*, *Aquilariella*, *Lachnolepis*.
Combrétacées : *Combretum*, *Getonia*, *Calycopteris*, *Guiera*, *Thiloa*.
Euphorbiacées : *Dalechampia*.
Malpighiacées : *Dicella*, *Stigmaphyllum*.
Vochysiacées : *Erisma*.
Légumineuses : *Mucuna* (Papilionacées), *Entada* (Mimosées).
Melastomacées : *Kibessia*, *Memecylon*, *Mouriria*, *Rectomitra*, *Pternandra*.
Olacacées : *Sarcostigma*, *Chlamydocarya*.
Hypocratéacées : *Salacia*.

II. — Gamopétales :

Oléacées : *Salvadora*, *Dobera*.
Loganiacées : *Strychnos*, *Antonia*, *Norrisia*, *Logania*.
Asclépiadacées : *Asclepias obtusifolia*, *Thladiantha dubia*, *Ceropegia macrocarpa*.
Apocynacées : *Apocynum cannabinum*, *Willughbeia firma*.
Convolvulacées : *Ipomæa versicolor*.
Gentianacées : *Chironia*, *Orphium*, *Lxanthus*, *Crawfurdia*.
Plombaginées : *Acantholimon glumaceum*.
Acanthacées : *Barleria*, *Barleriola*, *Thunbergia*, *Hexacentris*, *Lophostachys*, *Lepidagathis*, *Neuracanthus*.
Solanacées : *Browalia viscosa* (Salpiglossées).
Loranthacées : *Nuytsia*.

### § 2. — Racine.

Les tubes criblés interligneux se rencontrent assez fréquemment dans les racines. Ils ont été signalés dans presque toutes les plantes qui en possèdent dans le bois secondaire de la tige (*Strychnos*, Mémécylées, *Chironia*, *Gentiana*, *Onagraria*, etc.).

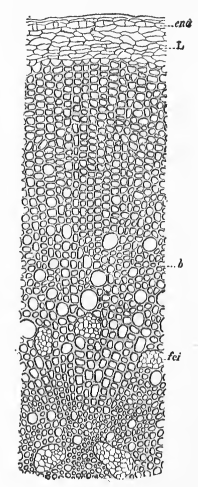



Fig. 96.— Coupe transversale de la racine d'*Erythræa Centaurium*. — *end*, endoderme ; *l*, liber ; *b*, bois secondaire; *fci*, fascicule criblé interligneux (fig. originale).

Récemment, nous avons montré que leur présence était pour ainsi dire constante dans les racines de toutes les Gentianacées pouvant atteindre un développement suffisant. Dans les petites racines à cylindre central très lignifié (*Erythræa*, *Chlora*, etc.), le liber normal est peu développé, et l'on rencontre à l'intérieur du corps ligneux des îlots inclus de parenchyme ligneux mou contenant des tubes criblés.

Les grosses racines présentent un caractère tout différent; elles sont très parenchymateuses (*Gentiana lutea*, *punctata*, *purpurea*, etc., beaucoup de *Sweertia*, etc.), et c'est de même aux dépens du parenchyme, que des foyers de multiplication donnent naissance à des îlots criblés, bien décrits par Meyer [148] pour le G. *lutea*, et que nous avons retrouvé dans un grand nombre d'espèces de *Gentiana* et de *Sweertia* [161]. Des formations analogues existent dans les racines de Belladone, de Raifort, etc.

Parmentier [157] signale les mêmes faits, dans celle d'*Onagraria, parvifolia, cruciata*, etc.

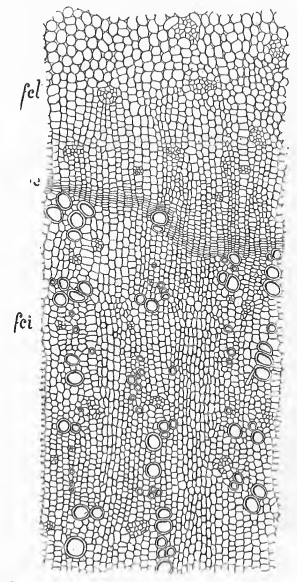



Fig. 97. — Coupe transversale d'une racine âgée de *G. lutea*. — *c*, cambium ; *fcl*, ilots criblés du liber ; *fci*, faisceaux criblés interligneux ; *v*, vaisseaux secondaires (fig. originale).

Dans la plupart des racines des plantes à tissu criblé médullaire et dépourvues de moelle, la présence de tubes criblés interligneux doit être un fait général; il reste à faire un travail d'ensemble sur la disposition et le développement des fascicules criblés médullaires et interligneux dans la racine, ainsi que sur les rapports qui peuvent exister entre ces formations surnuméraires dans la racine et la tige.

Les racines des *Strychnos, Chironia*, etc., possèdent, comme les tiges, des îlots libériens vrais, inclus dans le bois par le même processus.

D. — Tubes criblés développés dans le péricycle, les rayons médullaires ou l'écorce.

Les *Cucurbita*, en ce qui concerne le développement des tubes criblés extra-libériens, sont évidemment les plantes qui offrent le plus d'intérêt. En effet, on trouve des tubes criblés non seulement dans la moelle (fig. 18), mais encore dans l'écorce, dans le péricycle et même dans les rayons médullaires.

Chez bon nombre de Monocotylédones (*Acorus*, *Monstera Calla*, Graminées), et chez quelques Dicotylédones, notamment dans les *Primula* de la section *Primulastrum* (*P. officinalis*, *grandiflora*, etc.), la tige produit, dans son péricycle, des faisceaux de tubes criblés, anastomosés en réseau, et de plus, en communication avec le liber des faisceaux libéroligneux, sur lesquels s'insèrent les racines latérales qui se forment aux dépens de l'assise péricyclique externe. Les plantes où il se constitue un pareil réseau radicifère, soit dans toute la longueur de la tige (*Acorus*, *Monstera*, *Primula*, etc.), soit seulement au voisinage des nœuds (*Calla*, Graminées) sont donc autant d'exemples de la formation de tubes criblés péricycliques (Van Tieghem).

Dans les plantes à tissu criblé périmédullaire, dont le cylindre central est composé de faisceaux libéroligneux séparés par de larges rayons médullaires, il n'est pas rare de voir apparaître de petits foyers de multiplication dans le tissu de ces derniers. Il se forme ainsi de petits fascicules criblés. Parfois des vaisseaux viennent s'adjoindre à la face interne de ces îlots qui deviennent des

fascicules cribro-vasculaires susceptibles de s'accroître par apparition d'un cambium ; mais beaucoup des fascicules restent simplement composés de tubes criblés et de parenchyme. Ce cas se rencontre chez une grande quantité de Composées Liguliflores et de Campanulacées.

---

## CHAPITRE VI.

## Influence des diverses adaptations sur la constitution et le développement du tissu criblé.

Le milieu physique de même que le parasitisme exercent-ils leur influence sur un tissu aussi important, au point de vue physiologique, que le liber ?

Nous avons déjà vu, en ce qui concerne les plantes grimpantes, que la disposition du tissu cribro-vasculaire subit des modifications profondes. Il nous reste maintenant à examiner les principaux caractères imprimés au liber par les adaptations aux différents milieux.

### A. — Milieu aquatique.

Nous ne saurions analyser ici tous les travaux ayant trait à la structure des plantes aquatiques. Il nous suffira de citer quelques faits :

#### § 1. — Cryptogames vasculaires.

Chez les Cryptogames vasculaires, on sait déjà que la partie libérienne des faisceaux libéroligneux conserve un développement relativement considérable, étant donné l'énorme réduction que subit la partie vasculaire (*Equisetum,* fig. 66).

Poirault a montré que les tubes criblés persistent même chez les espèces inférieures nageantes, comme le *Salvinia natans* (fig. 28).

Les Marsiliacées ont un cordon libéroligneux présentant du liber en dehors et en dedans. Les racines sont extrêmement ré-

duites, ou peuvent même manquer comme dans les Filicinées nageantes.

Chez les *Isoetes*, le liber est très mince et les tubes criblés très imparfaits.

### § 2. — Monocotylédones.

Les Monocotylédones aquatiques offrent des particularités adaptionnelles nombreuses, qui ont été très bien étudiées, entre autres par Schenck (1) et Sauvageau (2).

*Racine.* — Les faisceaux libériens des racines subissent, comme le bois, une simplification. Chez les Monocotylédones submergées, *Zostera, Cymodocea, Potamogeton*, d'après Sauvageau, les faisceaux libériens sont réduits à un seul tube criblé accompagné de une ou parfois deux ou trois cellules annexes. Ces tubes criblés sont toujours formés aux dépens du péricycle et contigus à l'endoderme. Ils se distinguent des autres cellules par leur section tranversale quadrangulaire ou pentagonale, et paraissent dépourvus de matière protoplasmique, tandis que les cellules annexes contiguës, taillées aussi dans le péricycle, sont plus étroites et remplies de protoplasma.

Chauveaud n'admet pas la présence de cellules-compagnes de ces tubes criblés, qu'il désigne sous le nom de *premiers tubes criblés* (3) et qu'il décrit comme issus de l'assise sous-épidermique.

Les cellules contiguës à ces éléments sont des cellules procambiales, sauf une qui est la cellule-sœur du tube criblé. Quoi qu'il en soit, chez les plantes les plus adaptées à la vie submergée, il n'existe généralement, dans la racine. qu'un tube criblé par faisceau libérien.

Dans l'*Hydrocharis Morsus-ranæ*, il apparaît successivement trois tubes par faisceau (fig. 4, p. 23). Tous les *Potamogeton* n'ont au contraire qu'un seul tube ; dans la suite, les éléments conjonctifs qui l'entourent se lignifient plus ou moins et deviennent des fibres ponctuées.

(1) Schenck. — *Anatomie der submersen Gewächse* ; Bibliotheca botanica, Cassel, 1886.

(2) Sauvageau. — *Sur les feuilles des Monocotylédones aquatiques.* Ann. sc. nat. bot., 1891. *Notes biologiques sur les Potamogeton.* Journal de Bot., 1894.

(3) Voir p. 21, 23.

Chez le *Potamogeton pectinatus*, les tubes criblés pentagonaux sont accolés à l'endoderme, et quand la sclérification de ce dernier est complète, ils paraissent s'enfoncer comme des coins dans la gaîne ainsi formée ; ils sont de la sorte très bien protégés du côté extérieur. Dans certaines espèces, la sclérose, bien que faible, apparaît néanmoins sur les cellules endodermiques auxquelles sont adossés les tubes criblés (1).

*Tige.* — La tige des Monocotylédones aquatiques montre toujours une grande réduction dans la partie ligneuse des faisceaux, réduction qui coïncide avec l'apparition de lacunes vasculaires très développées. En revanche, les tubes criblés prennent une dimension relativement considérable ; ils sont polygonaux et entourés de petites cellules allongées *(cambiforme de* NÆGELI) ; de plus, le nombre en est très élevé.

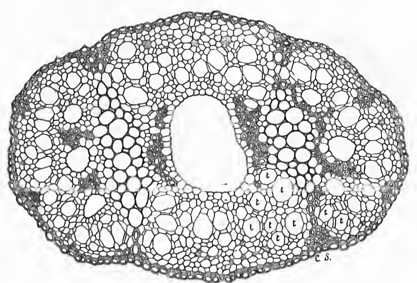



Fig. 98. — *Pot. lucens.* Coupe d'un cylindre central, au milieu d'un entrenœud de la tige dressée ; *t, t,* tubes criblés (d'après SAUVAGEAU).

Le *Potamogeton lucens*, par exemple (fig. 98) présente le plus souvent une seule lacune vasculaire centrale; parfois, vers la base, il y a deux lacunes séparées. Dans les deux cas, il existe de chaque

(1) Sauvageau.— *Sur la racine des plantes aquatiques.* Journal de Bot., 1889, p. 71.

côté une masse libérienne à larges tubes criblés, qui peut attein- un développement énorme et comporter jusqu'à trois rangées de tubes criblées entre la lacune et l'endoderme. De chaque côté de cette partie médiane, on trouve séparé d'elle par une lame de cellules conjonctives à parois légèrement épaissies et à contenu amylacé abondant, un groupe de faisceaux libéroligneux latéraux, dont les lacunes vasculaires peuvent être isolées ou parfois fusionnées en une seule.

Dans le *P. pectinatus*, on rencontre une structure analogue de la tige dressée. En cas de réduction plus grande, il existe une lacune vasculaire centrale entourée de nombreux et larges tubes criblés, mais il y a généralement trois lacunes vasculaires. Dans le rhizome, le cylindre central prend plus d'importance ; le nombre des lacunes vasculaires est plus élevé, et les faisceaux libériens se fusionnent plus ou moins en une couronne continue.

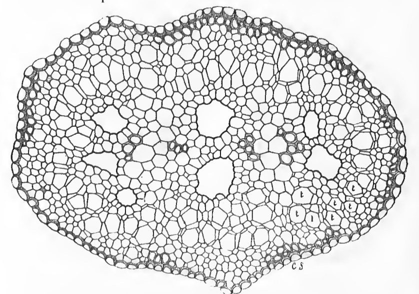



Fig. 99.— *Pot. pectinatus.*— Cylindre central d'un entrenœud du rhizome ; *t, t,* tubes criblés (d'après Sauvageau).

Le cylindre central se simplifie chez le *Pot. trichoides* (1). Il possède au centre une grande lacune arrondie, représentant tous

(1) Sauvageau. — Notes biologiques, fig. 14.

les faisceaux ligneux fusionnés. Les tubes criblés sont réduits au nombre de six, de dimension remarquable, situés à peu près à égale distance l'un de l'autre et entourés de leurs cellules annexes et de cellules conjonctives. Parfois la disposition de celles-ci, très légèrement épaissies près de l'endoderme, permet de conclure que les six tubes libériens appartiennent à quatre faisceaux ; les latéraux étant pourvus d'un seul tube criblé, les autres de deux de ces éléments.

Chez le *Pot. crispus*, le cylindre central renferme trois groupes de faisceaux : un médian et deux latéraux.

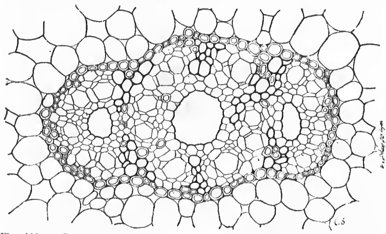


Fig. 100. — *Pot. crispus.* — Coupe du cylindre central passant par le milieu d'un entrenœud d'une tige dressée ordinaire. Toutes les cellules endodermiques sont sclérifiées; les tubes criblés sont représentés par les grandes cellules à côtés nombreux (d'après SAUVAGEAU).

A chacun de ces groupes sont adjoints de larges tubes criblés, provenant de la fusion plus ou moins complète des faisceaux voisins.

*Bouture.* — On sait que la plupart des Potamogeton se multiplient non seulement par des graines, mais aussi à l'aide de portions plus ou moins différenciées du corps de la plante, qui s'en séparent naturellement. Ces portions sont susceptibles de germer après un temps de repos dont la durée est variable; SAUVAGEAU les a désignées sous le nom de *boutures*.

Dans ces boutures, le liber a une tendance manifeste à se réduire; les éléments criblés perdent de leur dimension et deviennent moins facilement reconnaissables. De plus, il arrive assez

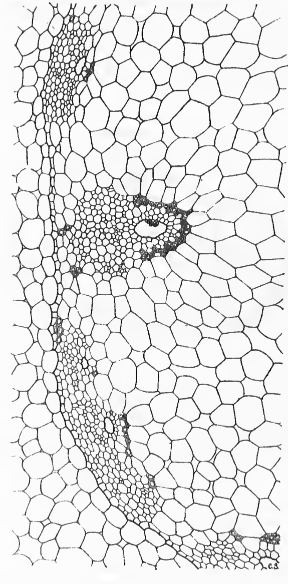



Fig. 101. — *Pot. lucens.* — Portion grossie du cylindre central d'une bouture appartenant au même individu que la coupe dressée qui a fourni la coupe représentée fig. 98 (d'après SAUVAGEAU).

fréquemment que plusieurs faisceaux libériens contigus se fusionnent. Ce phénomène de réduction générale s'observe très bien, en particulier, chez le *Pot. trichoides* (1).

Le *Cymodocea æquora* possède un cylindre central de section losangique, avec une lacune vasculaire centrale, aucune trace de vaisseaux et un groupe de deux à quatre tubes criblés dans chaque angle. Cette disposition correspond donc à quatre faisceaux libéroligneux à bois fusionné au centre.

La section transversale du cylindre central de *Cymodocea serrulata* est de forme ellipsoïdale avec une lacune vasculaire centrale, entourée de parenchyme conjonctif; des groupes libériens occupent chaque pôle et sont formés d'un très petit nombre de larges tubes criblés (2).

La tige rampante du *Cymodocea ciliata* n'a plus de lacune vasculaire, mais quelques vaisseaux isolés vers le centre et tout autour de ces derniers, une rangée de tubes criblés.

Chez le *Zostera marina*, le cylindre central est arrondi, avec une large lacune centrale et quatre lacunes étroites, réparties également dans le conjonctif qui entoure cette dernière. Entre ces quatre lacunes, on voit un groupe de gros tubes criblés munis de cellules-compagnes très nettes, et paraissant dépourvus de contenu. Il existe, en outre, quatre autres groupes de tubes criblés plus petits, représentant quatre nouveaux faisceaux libéroligneux alternant avec les premiers. On peut admettre, d'après cela, qu'il existe huit faisceaux libéroligneux, les quatre premiers ont leurs vaisseaux remplacés par la lacune centrale, et les quatre autres ont leur bois représenté par les petites lacunes dont nous avons parlé.

La réduction du cylindre central est plus grande chez le *Zostera nana ;* il ne subsiste plus, en effet, qu'une lacune axile entourée d'une couronne libérienne, dans laquelle il est impossible de reconnaître ce qui appartient aux différents faisceaux.

Dans l'*Elodea canadensis*, en plus de la lacune axile, on distingue trois lacunes dans le tissu conjonctif; les tubes criblés sont répartis sans ordre apparent.

Enfin, dans le stolon du *Lemna trisulca*, le cylindre central est

(1) Sauvageau. — Notes biol., p. 11.

(2) Sauvageau. — *Sur la tige des Cymodocea et des Zostera*. Journal de Bot., t. V, 1891.

représenté par une petite lacune vasculaire, un seul tube criblé et quelques cellules de conjonctif (1).

Chez toutes ces plantes, il existe de nombreux faisceaux corticaux, dans lesquels la réduction du tissu conducteur est toujours plus grande que dans le cylindre central.

Les plus petits de ces faisceaux ne possèdent plus de lacune vasculaire, mais le tissu criblé est toujours bien représenté.

*Feuille.* — La feuille des Monocotylédones aquatiques présente

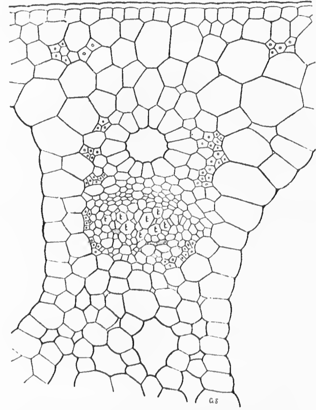



Fig. 102. — *Zostera marina.* Faisceau libéroligneux médian de feuille : *t*, tubes criblés ; les épaississements intercellulaires sont indiqués par un pointillé (d'après SAUVAGEAU).

(1) Schenck. — *Anat. d. submersen Gewächse.* Bibl. bot. Cassel, 1886, pl. VIII.

des réductions ligneuses analogues à celles de la tige ; le liber est de même représenté par de gros tubes criblés.

Chez le *Zostera marina*, la feuille contient 5, 7 ou 9 faisceaux sans gaine endodermique, ni péricycle ; on trouve simplement autour d'eux de petits paquets de fibres épaisses, de nature cellulosique, allongées et sans ponctuations. Le bois est représenté par une lacune, d'autant plus large que le faisceau est plus puissant et bordé de larges cellules rayonnantes à bord central épaissi.

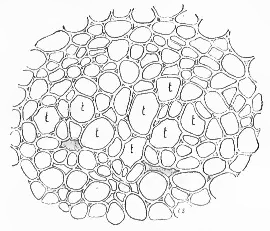



Fig. 103. — *Cymodocea æquora*. — Coupe à la base du limbe montrant le faisceau médian (d'après SAUVAGEAU).

Le liber forme une masse de cellules plus étroites, assez rapprochées, mais séparées de la partie ligneuse. Les tubes criblés plus larges ne renferment qu'un contenu aqueux et paraissent vides, tandis que les cellules-compagnes ont un protoplasma plus dense, qui les distingue du parenchyme libérien. On sait que chez les végétaux supérieurs, ce dernier ne présente jamais d'espaces intercellulaires, à l'exception de quelques plantes sans chlorophylle ; or, le liber des *Zostera* offre cette particularité que tous les éléments libériens sont séparés par de petits méats triangulaires (fig. 102). Certains de ces méats s'agrandissent et se fusionnent avec leurs voisins en un espace intercellulaire irrégulier, qui se remplit, d'après SAUVAGEAU [177], d'une matière de dégénérescence de la paroi, qui serait un composé pectique (1). Ces

(1) Mangin. — *Sur la substance intercellulaire*. Journ. de Bot., t. II. 1888.

épaississements intercellulaires se rencontrent aussi dans le tissu criblé des *Cymodocea*, *Posidonia*, *Potamogeton*,, etc., et paraissent caractéristiques de la plupart des plantes aquatiques.

Chez les *Potamogeton,* la lacune vasculaire renferme de petits vaisseaux séparés et accolés à sa paroi; dans les pétioles âgés, cette lacune se rétrécit, pendant qu'il se différencie de nouveaux vaisseaux à large lumen dans le conjonctif. Le faisceau s'entoure alors d'une forte gaîne scléreuse *(P. natans).* L'amas libérien est tout à fait analogue à ce que nous avons décrit chez le *Zostera*. Chez les *Ruppia*, le faisceau est extrêmement réduit, il est représenté seulement par une lacune vasculaire sous-péricyclique vers l'épiderme supérieur, et inférieurement par quelques tubes criblés et quelques cellules de parenchyme.

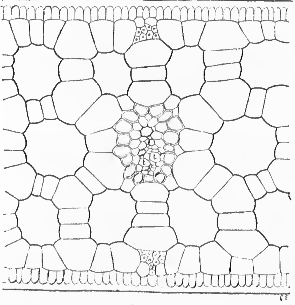


Fig. 104.

Les faisceaux des *Cymodocea* diffèrent de ceux des *Zostera* et se rapprochent des *Posidonia,* par la lignification plus ou moins prononcée de la gaîne endodermique. La lacune vasculaire contient quelques vaisseaux réticulés à faibles épaississements. La masse criblée se compose de deux tubes criblés et de quelques

cellules de même forme. Les autres faisceaux plus petits n'ont qu'un seul tube criblé.

Les *Zannichellia*, *Halodule*, *Posidonia*, *Althenia*, *Lemna*, *Vallisneria*, ont des structures parfaitement comparables.

### § 3. — Dicotylédones.

*Racine.* — Dans les racines des Dicotylédones palustres ou aquatiques, l'adaptation se manifeste, comme chez lés Monocotylédones, par une réduction du faisceau; mais cette réduction intéresse surtout la partie vasculaire (1).

Chez le *Myriophyllum spicatum*, le cylindre central est pentarche, mais souvent les vaisseaux peu nombreux sont répartis irrégulièrement et la symétrie de structure est difficile à retrouver (A, fig. 105). Dans les plantes aquatiques très réduites, comme les

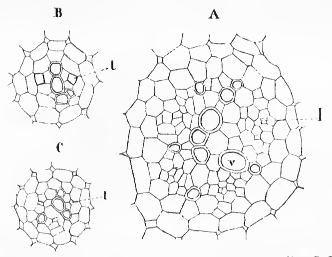



Fig. 105.— A, *Myriophyllum spicatum* ; B, *Callitriche stagnalis* ; C, *Call. vernalis* : coupes transversales de racines adventives (d'après SCHENCK).

*Callitriche*, il n'existe que deux faisceaux libériens, représentés chacun par un tube criblé (*Call. stagnalis*) ; ou bien le cylindre central peut être triarche (C, fig. 105) et chaque groupe de liber ne renferme aussi qu'un seul tube criblé (*Call. vernalis*). En somme,

(1) Voir SCHENCK [181].

comme chez les Monocotylédones, le faisceau subit une réduction plus ou moins grande, qui influe sur la quantité du liber, mais les tubes criblés existent toujours, attestant l'utilité de la fonction de ce tissu.

*Tige.* — Les variations anatomiques de la tige des végétaux amphibies, palustres ou submergés, ont été étudiées en particulier par Costantin (1), dont les recherches ont aussi porté sur la racine. Mais les modifications de structure sont plus sensibles sur les autres tissus que le liber. En général, les plantes amphibies ont une structure tout à fait comparable dans leur portion submergée à celle de la partie aérienne. Costantin a remarqué seulement pour le faisceau libérien la disparition ou la diminution considérable dans le nombree des fibres.

En faisant végéter entièrement sous l'eau, un *Polygonum amphibium* pendant deux mois, les fibres diparaissent, les faisceaux libéroligneux se réduisent, les vaisseaux diminuent de nombre, mais les tubes criblés sont toujours bien développés.

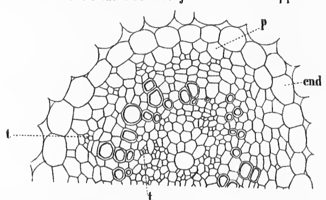



Fig. 106.— *Peplis Portula* ; Coupe transversale du cylindre central d'une tige submergée ; *end*, endoderme ; *t*, tissu criblé ; *p*, péricycle (d'après Schenck).

Dans les familles où l'on rencontre généralement du tissu criblé médullaire, il semble que cette formation surnuméraire disparait. Tel est le cas des Menyanthées, chez les Gentianacées. Vesque

(1) Costantin. *Structure de la tige des plantes aquatiques.* Ann. sc. nat. Bot. 6e s., t. XIX, 1884. — Id. *Influence du milieu sur la structure des racines.* Ann. sc. nat. Bot. 7e s., t. I., 1885.

avait déjà indiqué cette particularité dans le *Menyanthes* et nous avons étendu cette remarque à toutes les espèces de cette sous-famille [162]. Il ne subsiste, dans ce cas, qu'un amas de parenchyme qui ne se sclérifie jamais, et situé à la pointe interne de la partie vasculaire du faisceau. Le liber normal, au contraire, est bien plus abondant et les tubes criblés, non plus en paquets épars, comme dans les espèces terrestres, sont répartis çà et là ; leur diamètre s'est, de plus, considérablement agrandi.

Il n'en est pas toujours de même, et dans les plantes amphibies telles que les *Ludwigia, Peplis*, etc., le tissu criblé périmédullaire persiste avec tous ses caractères.

Chez le *Peplis Portula*, par exemple, le bois est parenchymateux avec des vaisseaux bien développés dans les tiges submergées ; le liber montre d'assez nombreux tubes criblés, et les petits amas criblés médullaires se distinguent avec facilité (fig. 106).

Nous pouvons retrouver la même particularité chez quelques espèces palustres appartenant aux familles des Œnothéracées et

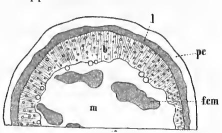



Fig. 107. — Schéma d'une coupe transversale de tige de *Isnardia* (*Ludwigia*) *palustris* : *fcm*, fascicules criblés périmédullaires ; *l*, liber ; *b*, bois (d'après PARMENTIER).

Haloragacées, où PARMENTIER a constaté la présence d'énormes amas criblés à la périphérie de la moelle (*Isnardia palustris*).

L'*Utricularia vulgaris* possède un seul cordon libéroligneux extrêmement développé du côté externe à cause de la structure dorsiventale de cette tige aquatique. Les tubes criblés sont répartis par petits îlots et la masse libérienne externe se sclérifiant, les quelques trachées centrales paraissent former, avec le parenchyme libérien, une seule masse ligneuse renfermant des îlots criblés inclus. Le liber interne reste parenchymateux et les tubes criblés sont d'assez gros diamètre.

Malgré l'extrême réduction de ces plantes, elles conservent dans

leur structure tous les caractères des espèces terrestres, comme l'*Utricularia montana*, par exemple. Ces plantes ont été étudiées par Hovelacque [46], dans le mémoire duquel on trouvera toute la bibliographie se rapportant à cette intéressante question.

Chez les espèces très adaptées à la vie aquatique, comme les *Myriophyllum*, *Trapa*, *Hippuris*, la moelle est plus lacuneuse et le tissu criblé surnuméraire disparaît ; mais le liber normal est toujours caractérisé par des tubes criblés bien développés, à lumen large.

Le *Ceratophyllum demersum* est un exemple excellent de la modification extrême que peut subir le cylindre central. Les vais-

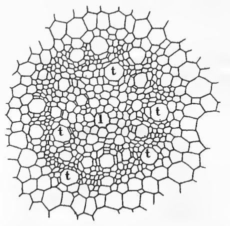



Fig. 108.— *Ceratophyllum demersum*.— Coupe du cylindre central de la tige : *l*, lacune vasculaire ; *t*, tubes criblés (d'après Schenck).

seaux sont disparus, l'axe est occupé par une lacune vasculaire entourée de parenchyme ligneux un peu épaissi. La zone libérienne est considérable et renferme des tubes criblés remarquables par leur diamètre ; ils rappellent ceux que nous avons signalés chez la plupart des Monocotylédones aquatiques.

Les exemples fournis par les plantes aquatiques, appartenant à diverses autres familles des Dicotylédones, sont parfaitement comparables. Cependant des faits intéressants méritent d'être signalés chez certains *Limnanthemum* exotiques (1). Il n'existe plus dans la tige de ces plantes de véritable cylindre central ; les faisceaux paraissent isolés sur la coupe transversale, comme chez

(1) E. Perrot [162], pl. VII, VIII, IX.

les Monocotylédones (A, fig. 109), mais leur structure est collatérale.

Dans cette longue tige, qui porte généralement l'inflorescence à son extrémité, les faisceaux se ramifient à la façon des nervures d'une feuille, et la structure fasciculaire est entièrement disjointe. La coupe du pétiole ne diffère que par la dimension relative et l'arrangement des faisceaux qui permet de retrouver le plan de

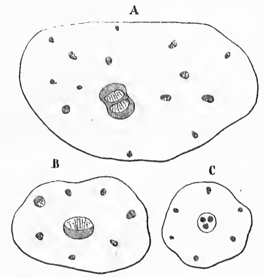



Fig. 109. — *Limnanthemum Humboldtianum.* — Schémas de coupes transversales : A, tige ; B, pétiole ; C, pédoncule floral. Les faisceaux libéroligneux sont séparés sans ordre dans le parenchyme conjonctif extrêment lacuneux (fig. originale).

symétrie. Le pédoncule floral, généralement court, présente de nouveau un cylindre central, produit par la réunion de quelques faisceaux, mais il n'en persiste pas moins, dans le parenchyme conjonctif extérieur, quelques très petits faisceaux analogues à ceux du pétiole et de la tige (C, fig. 109).

En résumé, chez les plantes aquatiques, le liber suit dans son ensemble la simplification du faisceau, mais le tube criblé n'est jamais suppléé par un autre organe, comme le sont les vaisseaux par les lacunes vasculaires. Le tissu conducteur de la racine des plantes submergées est parfois réduit à une lacune vasculaire et deux ou trois tubes criblés ; mais ces derniers organes sont abso-

lument analogues au point de vue de leur structure intime, à ceux des plantes terrestres.

Dans la tige, la partie criblée reste toujours bien développée, tandis que la partie ligneuse n'est souvent plus représentée que par une lacune vasculaire. Les tubes criblés sont remarquables par leur volume et se distinguent avec la plus grande facilité dans les coupes transversales.

Les espèces aquatiques des familles dont le liber est composé de fins tubes criblés, réunis en amas isolés dans le parenchyme, montrent une complète disparition de cette structure. Les éléments grandissent et se répartissent sans ordre dans la zone libérienne et leurs cellules-compagnes coexistent toujours.

Les cellules du parenchyme libérien diffèrent peu ou pas des cellules du parenchyme ligneux, et, dans la plupart des cas, il est impossible de séparer le bois, du liber. Souvent il existe chez les plantes aquatiques des faisceaux conducteurs concentriques dans l'écorce ; il n'est pas rare que ces faisceaux soient constitués simplement par du tissu criblé.

On avait cru jadis que dans les faisceaux de dimension réduite (*Naias*, *Callitriche*, etc.), il n'existait que de longues cellules conductrices (*Leitzellen*, de Caspary) (1) que l'on avait plus tard assimilées au « *Cambiforme* » de Nægeli. Mais, dans ces cordons de cambiforme, d'après Schenck [180], il y a toujours des tubes criblés ; c'est donc bien un véritable liber.

Dans la feuille, comme la transpiration n'existe plus, les vaisseaux disparaissent ; les organes conducteurs de l'eau sont devenus à peu près inutiles. Les tubes criblés exceptés, tous les autres éléments ont une tendance marquée à s'égaliser dans leur forme et à rester parenchymateux. Plus les plantes vivent sous l'eau, plus la structure devient uniforme.

Il est évident que la biologie particulière de ces plantes ne rend pas du tout superflue la fonction physiologique de répartition des matériaux nutritifs ; c'est ainsi que s'explique la persistance et même parfois le développement exagéré des tubes criblés.

### B. — PLANTES XÉROPHILES.

On sait combien sont nombreuses dans la forme et la structure, les modifications que peuvent subir les plantes soumises à la vie

(1) Caspary. — *Die Hydrilleen*. Pringsheims Jahrb. f. wiss. bot., 1858.

désertique; mais, comme chez les précédentes, la fonction de nutrition étant toujours nécessaire aux organes, le tissu criblé ne paraît influencé en aucune façon. Il est juste de dire qu'à notre connaissance il n'existe aucun travail d'ensemble, dans lequel l'on puisse rencontrer des matériaux nécessaires pour élucider un semblable problème. Les recherches ont surtout porté sur les modifications extérieures et les moyens de défense des plantes xérophiles contre une dessication possible ou une transpiration trop abondante.

Dans presque tous les cas, le faisceau ne paraît subir aucune modification essentielle dans sa structure intime.

Récemment, Gaucher (1), dans ses recherches sur le genre Euphorbia, dit cependant que chez certaines *Euphorbes cactiformes* « le liber paraît frappé de dégénérescence, à une certaine époque du développement tout au moins; les cellules anciennes se résorbent et l'on ne trouve plus que leurs membranes serrées les unes contre les autres et formant de larges taches brillantes. Le fait est manifeste dans l'*Euph. cerulæscens.* »

L'anatomie des espèces xérophiles des Saxifragacées, Ericacées, Liliacées, etc., ne nous offre actuellement aucune indication générale précise, sur le sujet qui nous occupe plus spécialement. Chez les *Stapelia*, les tubes criblés sont de dimension relativement grande; la plupart des Saxifrages ont un liber normal, parfaitement protégé par son sclérenchyme.

### C. — PLANTES GRIMPANTES.

Nous avons décrit, d'après Schenck [181, 182], les principales modifications introduites dans la structure des plantes grimpantes par leur mode de vie particulier. Il reste encore à chercher la part qui revient à l'adaptation, dans les particularités si nombreuses que l'on rencontre dans l'anatomie de ces végétaux.

Le crevassement et le morcellement du corps ligneux en cordons plus ou moins volumineux est évidemment le phénomène le plus approprié à la biologie des Lianes. On sait, en effet, qu'un câble formé de plusieurs fils offre une résistance beaucoup plus considérable à la traction, que ne saurait le faire un même câble composé d'un seul cordon.

(1) Gaucher. — *Etude anatomique du genre* Euphorbia, Paris 1898 (Klincksieck, éditeur).

L'accroissement anormal qui donne naissance à ce partage du cylindre ligneux a pour Haberlandt [35] une autre conséquence. Le liber périphérique du tronc dans les Lianes, se trouve pour la plus grande part renfermé dans les parties profondes, et par cela même,il occupe une situation plus avantageuse au point de vue de sa protection. Il peut ainsi résister beaucoup mieux au danger des flexions probables et aussi à la pression radiale, résultant de l'acroissement en épaisseur du tronc.

Westermaier et Ambronn [99] sont d'un avis analogue et rapportent à l'obligation pour les tubes criblés de résister à de fortes pressions, la tendance que l'on rencontre chez toutes les plantes grimpantes,à former du tissu mécanique protecteur de ces éléments.

Schenck pense que ces considérations sont de pures hypothèses. Le tissu criblé situé à l'intérieur des Lianes, dont les troncs sont morcelés, paraît bien plus exposé à l'écrasement que celui de la périphérie. Les amas criblés se trouvent, en effet, intercalés entre des corps ligneux très durs séparés par du parenchyme,et jusqu'à un certain point déplaçables dans les grandes flexions (Sapindacées, Malpighiacées, etc.).

Les *Strychnos* sont le plus mauvais exemple à choisir, pour appuyer les hypothèses d'Haberlandt, car le tissu criblé interligneux se rencontre dans les espèces arborescentes, et les autres espèces rampantes de ce genre sont situées au dernier échelon adaptationnel des plantes volubiles ; d'ailleurs leur structure ne saurait être comparée à celles des Lianes.

Schenck pense que si Haberlandt, puis Westermaier et Ambronn ont dépassé le but dans leurs explications ; Van Tieghem et Hérail sont tombés dans l'exagération contraire. Ces auteurs, en effet, repoussent toute influence adaptationnelle dans la structure anormale des plantes grimpantes.

Hérail, en particulier, insiste sur la présence des types normaux dans les troncs de certaines plantes volubiles appartenant à diverses familles dans lesquelles les anomalies de structure se rencontrent fréquemment (Ménispermacées, Polygonées, etc.).

Pour Schenck, l'erreur de démonstration de ces deux derniers savants provient de ce qu'ils n'ont envisagé que le point de vue purement descriptif, sans s'occuper des relations phylogénétiques.

Il paraît en effet évident que toutes les plantes soumises dans la nature au même genre de vie spéciale. n'ont pas subi les mêmes

modifications. Le cycle des adaptations est plus ou moins limité, et les divers échelons de ce cycle seront d'autant plus nombreux pour un groupe biologique, que ce groupe comprend une plus grande quantité de représentants. Dans les derniers échelons adaptationnels, les mêmes particularités anatomiques pourront s'affirmer, même dans des phylums tout à fait distincts; c'est d'ailleurs le cas général chez les plantes aquatiques ou simplement hydrophiles.

Au lieu de s'adresser aux groupes de plantes dans lesquels les phénomènes adaptationnels sont peu marqués, comme l'a fait Hérail, il est de toute nécessité, au contraire, de chercher l'explication des faits dans les termes ultimes.

La comparaison avec les plantes hydrophiles est toujours exacte; mais chez celles-ci, dans les termes adaptationnels ultimes, la structure est le plus simple, tandis le contraire se présente chez les Lianes.

Dans un même cycle de parenté, présentant des espèces à tronc compliqué, il est à remarquer que la majorité des anomalies ne se rencontrera que chez les formes grimpantes, et que la structure normale chez ces dernières est excessivement rare; le rôle de l'adaptation paraît alors indubitable.

L'anomalie spéciale du *Tecoma radicans* n'est, pour Schenck, qu'une simple particularité de structure.

La répartition intérieure du tissu criblé paraît subordonnée à la nécessité du transport des matériaux nécessaires au fonctionnement des cambiums actifs, et aussi, à celle de concourir à l'accumulation des produits de réserve dans le parenchyme ambiant.

La présence de ce parenchyme augmente, en outre, la faculté de torsion et de flexion du tronc de la plante; enfin, en cas de blessure, les éléments criblés alimentent rapidement les tissus de cicatrisation, et leur activité se manifeste souvent par la production de racines aériennes aux endroits accidentellement lésés.

Chacun des amas criblés n'est pas d'ailleurs entièrement isolé, et il existe, la plupart du temps, des anastomoses qui relient entre eux les différents cordons libériens et forment un tout pour ainsi dire homogène.

La signification biologique du tissu criblé interligneux (type *Strychnos*) ne doit pas être cherchée dans l'adaptation au mode de vie grimpant.

Certaines anomalies de structure se rencontrent en dehors des

Lianes ; par exemple, dans les racines tuberculeuses et les rhizômes. L'explication paraît facile, si l'on veut considérer ces organes comme des magasins de réserves alimentaires (*Œnothera*, *Sweertia*, *Gentiana*, etc.). Le mode d'apparition et la nature de ces particularités anatomiques pourront évidemment se manifester sous des formes variables.

### D. — PLANTES PARASITES.

Le tissu criblé des plantes parasites, épiphytes ou saprophytes, ne paraît subir de réduction qu'autant que les organes de la plante eux-mêmes ne prennent qu'un développement peu considérable.

Chez les Orobanchées, Lathrées, Rhinanthacées, le liber est bien développé ; dans les Gentianées saprophytes (*Obalaria virginica*, *Voyria*, *Leiphaimos*), les vaisseaux et les tubes criblés sont en petit nombre. En particulier chez quelques-unes de ces

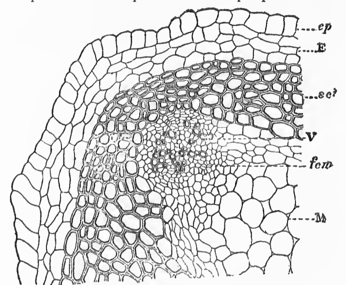



Fig. 110. — Tige de *Leiphaimos aphylla ; fcm*, fascicule criblé médullaire (fig. originale).

dernières espèces, que nous avons étudiées, le liber normal paraît entièrement disparu, pour ne laisser subsister au centre que quelques trachées entourées d'un petit nombre de tubes criblés. Ces faisceaux sont parfois protégés par du sclérenchyme ponctué

*scl* (fig. 110), ou simplement plongés dans une masse de tissu conjonctif (divers *Leiphaimos*, etc.).

Récemment, les Cuscutes ont fait l'objet de recherches spé-

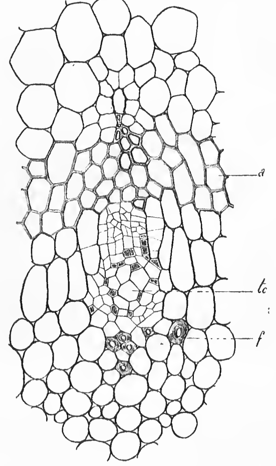



Fig. 111. — *Cuscuta japonica*. — Faisceau libéroligneux au début de la formation secondaire ; *a*, anneau scléreux ; *tc*, tubes criblés avec leurs cellules-compagnes ; *f*, fibres péricycliques (d'après MIRANDE).

ciales. KOCH (1) n'avait pas trouvé de tubes criblés dans les Cuscutes inférieures; ceux-ci seraient remplacés par des cellules allon-

(1) L. Koch. — *Entwickelung der Cuscuteen*. Hansteins Bot. Abhandl., t. II, Bonn. 1874, p. 73.

gées qui en remplissent le rôle. MAX. CORNU (1) a montré, au contraire, que ces organes atteignent un degré supérieur de perfection dans le *C. Lehmanniana*. MARCEL MIRANDE [65] a repris cette intéressante étude sur de nombreuses espèces et confirme entièrement les observations de CORNU.

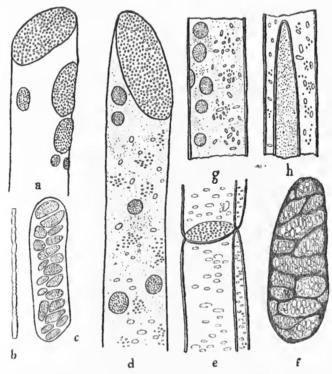



Fig. 112. — *Cuscuta japonica*. — *a*, tube criblé avec plaque criblée transversale simple et cribles latéraux anastomotiques; *b*, coupe longitudinale d'une paroi de tube criblé pourvue de ponctuations simples; *c*, plage criblée d'une cloison oblique; *d*, tube criblé avec crible simple un peu oblique, des petits cribles latéraux et des ponctuations simples; *e*, tube criblé et cellules-compagnes; *f*, plage criblée très oblique avec grosses ponctuations; *g*, *h*, portion de tube, l'un avec sa cellule-compagne (d'après MIRANDE).

Le système libérien acquiert un important développement chez les Cuscutes supérieures, où il est constitué par des éléments

(1) M. Cornu. — *Note sur une Cuscute du Turkestan*, Bull. Soc. bot. Fr., 3e s., t. III, 1896.

remarquables comme taille et comme structure. Non seulement l'on trouve un faisceau de tubes criblés en face de chaque faisdeau vasculaire, mais encore très fréquemment, il existe des amas de tissu criblé entre les faisceaux libéroligneux complets.

Les tubes criblés se rapportent à deux types principaux : les uns sont à crible simple (*type Courge*) ; les autres, à cloison plus ou moins oblique, présentent de grandes plages criblées (*type Vigne*). Les deux types peuvent coexister dans le même faisceau.

Les structures et les apparences diverses de ces tubes criblés sont réunies dans la fig. 112. MIRANDE a rencontré des éléments semblables, même dans le *C. monogyna*, que KOCH en croyait dépourvus. Le contenu des tubes criblés des Cuscutes est riche en granules colorés en rouge vineux par l'iode, dont il a été question précédemment.

L'influence de la vie parasitaire ne paraît donc pas se faire sentir sur les tubes criblés, et même on pourrait dire, en se basant sur les Cuscutes, que ces éléments offrent un développement remarquable.

Un point qui nous semble important n'a pas été étudié dans ces plantes; c'est le sens du transport des matériaux dans leurs tubes criblés. Comme il n'existe pas de feuilles assimilatrices, on est tenté de croire que la direction du courant est ascendante. Aucune expérience n'a jusqu'alors été tentée dans le but d'élucider cette question, qui, cependant, serait une confirmation ou une infirmation des idées admises sur le sens du transport, dans les végétaux munis de feuillage vert assimilateur.

---

## CHAPITRE V.

### **Considérations générales sur la signification biologique du tissu criblé extralibérien.**

---

Le tissu criblé constitue l'un des éléments les plus essentiels des végétaux supérieurs ; et nous avons vu qu'il ne varie guère sous l'influence du milieu physique. Il semble donc que les modifications qu'il peut présenter, tant dans sa structure intime que dans sa répartition, soient de nature à fournir des indications d'une grande valeur dans l'étude des relations phylogénétiques des familles végétales.

La phytopaléontologie ne nous apprend que très peu de chose sur les changements anatomiques apportés dans la structure des plantes, par l'évolution dans la suite des temps géologiques. On sait, en effet, que les représentants actuels des familles possèdent des caractères de morphologie interne ayant la plus grande analogie avec les espèces préhistoriques appartenant aux mêmes divisions du règne végétal.

Il nous est difficile de savoir, par exemple, quelle est l'origine ancestrale des Dicotylédones. Il existe cependant à ce propos une observation intéressante de Scott et Brebner (1). Ces auteurs, étudiant l'apparition des tissus secondaires chez les Monocotylédones et le développement surnuméraire de tissu cribro-vasculaire, arrivent entre autres conclusions à cette remarque, que ces particularités sont plus fréquemment répandues dans la famille des Iridées. Cette constatation leur paraît d'une très grande importance, car elle permet de supposer, que les plantes de cette famille sont d'une origine plus récente que celles des autres Monocotylédones.

(1) Scott and Brebner. *On the secundary Tissues in certain Monocotylédons.* Ann. of Bot., t. VIII, 1893.

Cette hypothèse se trouve confirmée par nombre d'observations et particulièrement par l'étendue de leur répartition géographique et l'unité de plan dans leur structure anatomique.

Pour Scott et Brebner, l'origine des formations secondaires doit être cherchée dans les espèces de Monocotylédones pourvues de faisceaux conducteurs surnuméraires. On retrouve, en effet, ces derniers dans beaucoup de Dicotylédones actuelles, mais elles n'existent plus qu'à l'état de particularités individuelles. On peut supposer que les autres plantes de cet Ordre ont continué leur évolution et acquis une structure mieux appropriée à leurs besoins. Ces deux savants pensent que des recherches nouvelles, dirigées dans ce sens, seraient probablement d'une grande utililité pour établir les relations phylétiques des deux grands Ordres d'Angiospermes.

Queva (1), qui a trouvé quelques formations secondaires dans les faisceaux primaires des tubercules de *Gloriosa superba*, pense au contraire que les Monocotylédones dériveraient des Apétales inférieures. Ce fait est en contradiction avec les données paléontologiques. Pourquoi ne pas admettre d'ailleurs, que les Dicotylédones et les Monocotylédones actuelles ne seraient pas deux branches latérales d'un même tronc ancestral, la structure des Monocotylédones ayant prévalu tout d'abord. Ces questions restent toujours, pour l'interprétation phylogénétique, dans le domaine des hypothèses.

Quoi qu'il en soit, il n'en est pas moins certain que l'étude de la répartition spéciale du tissu criblé peut aussi fournir des renseignements très importants sur les relations des diverses familles, et constitue parfois un excellent caractère taxinomique.

*Tissu criblé périmédullaire et médullaire.* — Le développement du tissu criblé dans la moelle de la tige peut être considéré comme une conséquence de l'évolution lente des êtres et, de plus, comme un véritable caractère de perfectionnement (2). Cette adjonction semble avoir pour but de placer le tissu chargé du transport et de la répartion des matériaux de construction, dans les conditions les plus favorables de protection, tout en ne l'éloignant pas des endroits d'utilisation des substances nutritives.

(1) Queva. *Sur un cas d'accroissement secondaire dans les faisceaux primaires d'une plante Monocotylédonée*. A. F. A. S., Congrès de St-Etienne, 1897.

(2) E. Perrot. *Sur le tissu conducteur surnuméraire*. J. de Bot. t. XI, 1897.

La répartition du tissu criblé périmédullaire chez les Dicotylédones nous montre son absence pour ainsi dire complète chez les Apétales (1). Dans les Dialypétales, un assez grand nombre de familles présente cette particularité ; mais il est facile de voir, par ce que nous avons dit précédemment, qu'elle n'existe que pour certains genres ou certaines espèces, et qu'il est rare qu'elle constitue un caractère constant pour toute la famille.

Au contraire, chez les Gamopétales, ce caractère s'accentue, se généralise pour ainsi dire ; beaucoup de familles et des plus riches en espèces (Apocynacées, Asclépiadacées, Convolvulacées, Solanacées, etc.) renferment du tissu criblé périmédullaire chez tous leurs représentants, sauf de rares exceptions.

Chez d'autres, où cette formation surnuméraire n'existe pas, comme les Labiées, Borraginées, Scrophulariacées, on est en droit de penser que son développement est en quelque sorte en voie d'évolution. On sait, en effet, que chez presque toutes ces plantes, les pointes des faisceaux ligneux qui proéminent dans la moelle sont composées de quelques trachées, plongeant au sein d'une masse parenchymateuse dont la structure est différente de celle du tissu médullaire. L'importance de ce parenchyme spécial est parfois si grande, que certains auteurs ont été amenés à le considérer, après un examen insuffisant, comme un véritable tissu criblé périmédullaire.

Si l'on veut chercher à établir la signification biologique ou physiologique de ce dernier, il convient, à notre avis, de s'adresser aux groupes phylétiques de plantes les mieux caractérisés sous ce rapport. Il n'est pas douteux que si le tissu criblé médullaire est réellement un caractère acquis, son apparition sera plus générale et son développement mieux accentué, dans les familles dont les caractères morphologiques ancestraux ne seront que faiblement troublés par cette modification dans leur structure. Il en résulte que la signification de cette dernière doit être cherchée de préférence dans les groupes de familles, où elle constitue un caractère très général, sinon absolu.

Le tissu criblé de la région périphérique de la moelle est généralement séparé des trachées primaires de l'anneau ligneux par

(1) Sauf chez les Eucrotonées, parmi les Euphorbiacées ; en admettant toutefois que l'on range cette famille dans le groupe des Apétales.

quelques cellules de parenchyme. Parfois, chez les *Exacum*, *Erythræa*, etc., de petits îlots de tubes criblés se différencient jusque dans des cellules du procambium plus rapprochées de l'extérieur que les premiers vaisseaux. Il en résulte qu'à l'état adulte la lignification intéresse tout le tissu jusqu'aux trachées, et que ees petits îlots criblés paraissent interligneux.

Cette disposition des vaisseaux et des tubes criblés dans la zone périmédullaire fait de cette région, la partie réellement conductrice de la plante. Dans certaines familles, les Gentianées, beaucoup de Solanées et d'autres Gamopétales, les amas criblés forment un tissu beaucoup plus important que le liber normal.

Aussi voit-on chez ces plantes se produire, dans ce dernier, un phénomène de réduction quantitative ou qualitative. Quelquefois la région libérienne reste assez développée, mais devient pauvre en tubes criblés ; d'autres fois, cette région disparaît en quelque sorte et n'est plus représentée que par un petit nombre d'amas de fins tubes criblés accolés à l'anneau ligneux.

Les formations criblées du centre de la moelle ne sont généralement pas d'une nécessité absolue pour la plante, du moins pendant toute son existence. Elles sont plutôt temporaires et leur apparition paraît résulter d'un besoin de nutrition plus actif du végétal jusqu'au moment de la floraison. Fréquemment, en effet, les tiges deviennent fistuleuses après cette époque ; la moelle se résorbe dans sa partie centrale, et, avec elle, le tissu conducteur surnuméraire qu'elle renferme. Mais dans tous les cas, les formations criblées périphériques persistent jusqu'à la mort de l'organe.

L'apparition de vaisseaux venant s'adjoindre au tissu criblé médullaire, n'a rien non plus qui doive nous surprendre, quel que soit le processus de formation de ce tissu vasculaire. On se souvient que, parfois, des vaisseaux se différencient directement dans les amas criblés (Gentianacées, Mélastomacées), ou bien que, dans d'autres cas, il s'établit à la face externe de l'îlot, un cambium qui donne du bois vers l'extérieur et souvent de nouvelles productions criblées vers l'intérieur.

Il semble que la plante complète ainsi par différents moyens son système conducteur normal, dont la fonction ne s'accomplit plus dans des conditions suffisantes pour répondre à ses besoins physiologiques.

Le cas du développement de fascicules cribro-vasculaires dans

la moelle doit être considéré comme une exagération du phénomène de l'apparition surnuméraire de tissu criblé.

Revenons par conséquent au tissu criblé périmédullaire dont la signification se dégage plus nettement. La question se pose de savoir quelles peuvent être les causes de cette migration du tissu criblé, de l'extérieur à l'intérieur du corps ligneux.

Remarquons tout d'abord que chez les espèces des familles où ce caractère est constant, l'écorce est généralement peu épaisse, sans périderme, ou munie seulement de quelques assises de liège peu subérifié. Chez toutes les Gentianacées, par exemple, l'épiderme persiste toujours et toute trace de protection est totalement disparue. Il n'est donc pas étonnant de voir le liber, dont le rôle est un des plus importants pour la plante, se réfugier à l'intérieur du cylindre ligneux, d'autant plus que le péricycle disparaît souvent et n'est jamais fibreux quand il persiste.

Mais il s'agirait de savoir si cette absence de tissu mécanique de protection dans la partie extérieure au corps ligneux est la cause de l'apparition du tissu criblé médullaire. Ne serait-ce pas plutôt la disparition du liber normal,qui rendrait inutile ou tout au moins superflu, le développement de ces tissus mécaniques?

Il ne faudrait cependant pas croire que ces derniers ne sont pas représentés dans les espèces dont il vient d'être question. C'est qu'alors en effet, le corps ligneux prend une structure particulière; on y distingue deux régions parfois bien distinctes : l'une externe, composée presqu'exclusivement de fibres épaisses allongées, le plus généralement munies de ponctuations simples ou aréolées et qui forment un anneau de soutien remarquable ; l'autre interne, constituée par des vaisseaux plus ou moins nombreux entourés de ces mêmes fibres.

Souvent, comme nous l'avons dit, les trachées situées à la face interne sont distinctes de cet anneau ligneux compact, et plongées dans un parenchyme mou qui les relie aux îlots criblés périmédullaires.

Il nous semble donc que cette disposition particulière du tissu conducteur, si générale et si typique, chez les Gentianacées, est une sorte de simplification dans la structure anatomique. Le corps ligneux possède dans ce cas une double signification mécanique et conductrice ; cette particularité est d'ailleurs très répandue chez les Gamopétales.

Les plantes qui constituent ce sous-Ordre des Dicotylédones

sont les dernières apparues sur le globe, et les biologistes les considèrent comme les espèces les mieux organisées pour la fonction de reproduction. On peut donc admettre, et c'est l'hypothèse vers laquelle nous penchons, que la structure anatomique de la plupart des Gamopétales a subi dans l'évolution, une simplification remarquable dont les principaux facteurs sont : d'une part, le développement du tissu criblé dans la moelle, et, d'autre part, l'établissement d'un seul organe chargé du double rôle de protection et de transport de l'eau.

Le tissu criblé, chargé de la répartition des matériaux de construction de la plante, se trouve ainsi placé dans les meilleures conditions pour son bon fonctionnement ; de plus, il se trouve admirablement protégé par l'anneau fibreux et vasculaire compact, dont il vient d'être question.

Ce phénomène de simplification anatomique nous paraît comparable au phénomène de condensation florale, qui se rencontre chez les Composées. En effet, leur inflorescence tout entière joue le rôle d'une fleur, et se trouve ainsi remarquablement adaptée pour la fécondation d'un grand nombre d'ovaires par la visite d'un seul insecte.

Dans la structure condensée des Gentianacées, par exemple, la plante n'a-t-elle pas intérêt à réduire le nombre des régions chargées des diverses fonctions ? La division du travail physiologique reste la même, mais l'ensemble de l'organisme se trouve notablement simplifié, et par conséquent plus apte à résister à des changements biologiques ultérieurs.

En résumé, dans la tige, le développement de tissu criblé périmédullaire, important surtout chez les Gamopétales, coïncide avec l'établissement d'une région conductrice cribro-vasculaire à la partie périphérique de la moelle ; la portion vasculaire de cette région est fournie par les trachées primaires et les premiers vaisseaux secondaires généralement entourés de parenchyme mou.

La lignification souvent intense de la partie externe du bois constitue un appareil de protection excellent pour ce tissu conducteur. Dans les plantes chez lesquelles cette structure est bien développée, l'on peut constater généralement une diminution importante dans le nombre des tubes criblés du liber normal, ou une réduction considérable portant sur le liber tout entier ; de plus le tissu mécanique, péricyclique ou cortical disparaît et souvent il ne se forme pas de périderme.

Ces modifications dans la structure anatomique peuvent être considérées comme une conséquence de l'évolution, amenant une simplification anatomique qui concentre dans le corps ligneux les fonctions conductrices et mécaniques. Ce caractère acquis, devenu héréditaire, est évidemment un perfectionnement qui met la plante dans de meilleures conditions de résistance aux variations physiques et ne saurait disparaître que sous l'influence d'adaptations nouvelles. Tel serait le cas du *Menyanthes*, chez les Gentianacées, s'il n'est pas prouvé quelque jour que les Ményanthées doivent être retirées de cette dernière famille.

Dans les familles où le tissu criblé périmédullaire constitue un caractère constant, il semble que la réduction du liber normal soit surtout exagérée dans les espèces annuelles, qui n'ont pas besoin de matériaux de réserve.

Quant aux formations criblées ou cribro-vasculaires de la moelle centrale (en dehors des traces foliaires), leur signification physiologique est plus douteuse. Dans certains cas seulement, chez les espèces annuelles, elles constituent un appareil conducteur temporaire, persistant jusqu'à la floraison ou jusqu'à la maturité presque complète des fruits ; la tige devient alors fistuleuse par résorption de toute la partie centrale de la moelle, mais la région criblée périphérique subsiste toujours, attestant ainsi sa nécessité absolue jusqu'à la mort de l'organe.

Quel que soit le mode d'apparition des vaisseaux qui viennent s'adjoindre aux amas criblés, différenciation directe ou formations cambiales, la signification des fascicules cribro-vasculaires ainsi formés doit être la même.

On voit en somme que, grâce aux nombreux travaux concernant la morphologie interne des végétaux, on peut commencer à grouper les particularités de structure intéressantes et à chercher quelle doit être leur signification, tant au point de vue physiologique qu'à celui des relations phylogénétiques des grands groupes qui composent le règne végétal.

*Tissu criblé interligneux.* — L'apparition de tissu criblé à l'intérieur même du corps ligneux de certaines espèces, nous laisse dans une incertitude absolue, quant à sa valeur physiologique : Vesque, Westermaier et Ambronn, etc., voulaient voir dans cette anomalie une adaptation des plantes grimpantes. Hérail, Van Tieghem et surtout Schenck ont démontré qu'il n'en était rien, et

l'on peut dire que, *pour la tige*, la signification de ces productions nous échappe complètement.

Il est cependant à remarquer que les plantes à *liber interligneux* (type *Strychnos*), possèdent un corps ligneux extrêment dur et fibreux, et que l'inclusion de ces amas provenant de la région libérienne normale, coïncide avec la présence d'amas criblés dans la périphérie de la moelle. Il semblerait que ces cordons libériens inclus, parfois volumineux *(Strychnos)*, ont pour but de constituer dans la région ligneuse, des amas de matériaux de réserve qui se trouveraient ainsi admirablement protégés.

En ce qui concerne la production si fréquente, de tubes criblés dans des portions de parenchyme ligneux *(parenchyme ligneux criblé)*, toute explication serait une pure hypothèse. Quelques cas cependant (*Chironia*, *Orphium*, *Lranthus*, etc.), malgré l'origine toute différente des tubes criblés, peuvent être rapprochés au point de vue physiologique du cas des *Strychnos* ; ces plantes ont, en effet, un corps ligneux très dur et comparable à celui de ces derniers.

Dans la racine, le tissu criblé interligneux est relativement fréquent. On le rencontre :

1° Dans toutes les espèces qui en renferment dans la tige ;

2° Dans certaines espèces à tissu criblé périmédullaire dans la tige ;

3° Dans quelques espèces à racines tuberculeuses, charnues, dont la structure de la tige est normale.

La signification physiologique est un peu différente dans les trois cas. Dans le premier, nous n'avons qu'à répéter ce qui vient d'être dit pour la tige ; dans celui des plantes à tissu criblé périmédullaire, il semble que l'apparition de tissu criblé interligneux dans la racine résulte des particularités histologiques qui se manifestent dans l'axe hypocotylé. Scott et Brebner ont longuement décrit l'inclusion de tissu criblé interligneux dans l'axe hypocotylé de l'*Ipomæa versicolor,* dont la tige ne renferme que des amas criblés périmédullaires.

Mais le cas le plus fréquent de la présence de tubes criblés dans la région ligneuse se rencontre dans beaucoup de grosses racines charnues (beaucoup de *Gentiana, Sweertia, Datura, Atropa Belladona, Nicotiana*.

Dans toutes ces espèces, les îlots de tubes criblés se différen-

cient dans le parenchyme ligneux, par recloisonnements longitudinaux d'une ou plusieurs cellules contiguës. On ne doit voir dans cette formation surnuméraire, qu'une apparition locale d'éléments conducteurs des matériaux de construction et de réserve, rendue nécessaire par le développement considérable de la racine et par le rôle de magasin de substances de réserve, que doit jouer cet organe.

Telles sont, dans l'état actuel de nos connaissances anatomiques, les principales interprétations que l'on peut attribuer, à l'apparition surnuméraire de tubes criblés en dehors de la région libérienne normale. Dans beaucoup de cas, la signification physiologique et biologique de ces formations nous échappe. Néanmoins, il nous a semblé très utile de grouper dans un chapitre spécial, les observations auxquelles l'étude attentive du tissu criblé pouvait donner naissance. En émettant un certain nombre d'hypothèses, notre but est surtout d'attirer l'attention sur l'intérêt que présentent de semblables questions, dans l'étude des grands problèmes de la biologie générale et de la physiologie des végétaux supérieurs.

---

# TROISIÈME PARTIE

## *De la valeur systématique des caractères tirés de la morphologie du Tissu criblé et de leur application en Matière médicale.*

---

Les caractères tirés de la répartition du tissu criblé sont parfois d'une grande valeur taxinomique.

C'est ainsi que la présence de tissu criblé dans la moelle caractérise un assez grand nombre de familles que nous avons énumérées précédemment, et parmi lesquelles nous devons citer surtout : Lythrariées, Myrtacées, Apocynacées, Asclépiadées, Solanées, Gentianées terrestres, Thyméléacées, Pénéacées, etc.

Le tissu criblé interligneux possède une valeur moins élevée ; c'est plutôt un caractère de tribu ou de genre et parfois d'espèce seulement. Tels sont : les genres *Dicella* (Malpighiacées), *Chironia* (Gentianées), *Memecylon* (Mélastomacées), etc.

La répartition et la forme des divers éléments constitutifs du liber sont fréquemment d'une grande utilité en Systématique et donnent des caractères qui permettent, en les combinant avec les autres données anatomiques, de grouper certaines tribus ou de spécifier certains genres.

La disposition anormale des faisceaux cribro-vasculaires en dehors de la région libérienne fournit aussi d'excellentes indications. Par exemple, Van Tieghem divise les Mélastomacées en deux sous-familles :

1° *Mémécylées*, caractérisées par la présence d'îlots libériens interligneux ;

2° *Mélastomées*, dont le bois secondaire est normal, mais qui se subdivisent en quatre sections, grâce à la répartition spéciale de ces faisceaux :

| | |
|---|---|
| Faisceaux lib.-ligneux surnuméraires dans l'écorce et la moelle. . . . . . . . | *Dermomyélodesmes.* |
| Faisceaux lib.-ligneux surnuméraires : dans l'écorce. . . . . . . . | *Dermodesmes.* |
| id. dans la moelle. . . . . . . | *Myélodesmes.* |
| Pas de faisceaux lib.-ligneux surnuméraires . . . . . . . . . . | *Adesmes.* |

On peut dire, que dans tous les travaux déjà si nombreux d'anatomie systématique, les caractères tirés de l'anatomie topographique ou des particularités de structure du liber sont de tout premier ordre. C'est qu'en effet, nous avons vu que les adaptations n'exercent leur influence que d'une façon presque insensible.

A propos des Conifères, nous avons insisté déjà sur la succession caractéristique des éléments du liber, qui alternent souvent avec une régularité remarquable.

La disposition des fibres et des cellules scléreuses est très importante ; les fibres existent en assises concentriques régulières chez les Taxodinées et Taxinées ; et certaines Abiétinées qui n'ont pas de fibres, présentent d'énormes cellules scléreuses.

Le liber primaire peut lui-même posséder des éléments fibreux comme dans les genres *Anona*, *Celtis*, chez les Thyméléacées, beaucoup de Légumineuses et de Malvacées.

Les strates de fibres superposées dans le liber secondaire des Malvacées, sont communes à presque toutes les espèces des trois tribus qui composent cette vaste famille.

La forme et la répartition des cristaux d'oxalate de calcium fournissent aussi d'excellents caractères taxinomiques, et enfin il en est de même, de la nature de l'appareil secréteur que l'on peut rencontrer dans le tissu criblé.

Il nous faudrait sortir beaucoup du cadre que nous nous sommes tracé, pour donner des exemples de tous les cas différents, dans lesquels quelques particularités de structure ou de disposition du liber, se sont trouvé utilisées, soit dans la Systématique pure, soit dans la diagnose des drogues simples d'origine végétale.

J. Moeller en 1882 (1) a publié sur ce sujet un ouvrage remarquable qu'il nous faudrait citer en entier.

Nous lui emprunterons simplement un résumé des principales particularités de structure du liber secondaire, que l'on peut employer dans de semblables recherches. Cet exposé ne correspond en aucune façon à l'ordre des familles naturelles ; il a pour but de montrer comment on peut grouper les caractères spéciaux fournis par le tissu criblé secondaire des Dicotylédones et Gymnospermes.

## I. — Liber secondaire parenchymateux sans éléments sclérilifiés.

Parmi les genres qui présentent un liber secondaire mou, sans cellules scléreuses ni liber. Citons : *Pinus*, *Laurus*, *Nerium*, *Periploca*, *Aristolochia*, *Cornus*, *Ribes*, *Menispermum*, *Camellia*, *Rhus*, *Ilex*, *Galipea*, *Xanthoxylon*, *Punica*, etc., toutes les Capparidées.

## II. — Liber secondaire sans fibres, mais renfermant des cellules scléreuses.

*Abies*, *Picea*, *Larix*, *Fagus*, *Platanus*, *Jasminum*, *Olea*, *Strychnos*, *Datura*, *Vitis*, *Myrtus*, les Bétulacées et les Rubiacées, sauf les *Cinchona*.

## III. — Liber avec des fibres, mais sans cellules scléreuses.

Taxinées, Taxodinées, Araucariées, Cupressinées, Ulmacées, Morées (sauf *Morus*), Lonicérées, Malvacées, Rhamnées, Amydalées, Juglandées, Papilionacées, etc.; les genres *Camphora*, *Sassafras*, *Sambucus*, *Styrax*, *Illicium*, *Croton*, *Hura*, *Cydonia*, *Pirus*, *Sorbus*, *Mespilus*, *Acacia*, etc.

## IV. — Liber secondaire avec des fibres et des cellules scléreuses.

C'est le cas le plus général, aussi doit-on subdiviser ce groupe, suivant l'arrangement et la structure intime des divers éléments constitutifs du tissu criblé.

(1) J. Moeller. — *Anatomie der Baumrinden*, Berlin, 1882.

MOELLER donne la classification suivante :

1. — **Eléments libériens répartis en strates régulières.** — Cupressinées, Taxodinées, Taxinées, Bétulacées, Ulmacées, Morées, Oléacées (sauf *Ligustrum*), Malvacées, Simarubacées, Anacardiacées, Juglandées, Myrtacées, Rosacées, Mimosées, beaucoup de Papilionacées, etc.; les genres *Castanea, Liquidambar, Sambucus, Lonicera, Styrax, Magnolia, Tamarix, Ailanthus*, etc., etc.

2. — **Eléments sclérifiés disséminés sans ordre dans le tissu criblé.** — *Abies, Picea, Larix, Jasminum, Strychnos, Datura, Croton, Hura, Cassia*, etc., ainsi que presque toutes les espèces des familles suivantes : Artocarpées, Rubiacées, Monimiacées, Amygdalées.

3. — **Pas de cristaux dans le liber secondaire.** — Daphnoïdées, Protéacées, Berbéridées, Capparidées, Malvées, Sterculiées, etc.; les genres *Laurus, Jasminum, Styrax, Vitis, Myristica, Camellia, Tamarix, Hura, Ilex*, quelques *Croton*, etc.

4. — **Ilots de fibres libériennes, entourées de fibres cristalligènes cloisonnées (Kammerfasern).** — Cupulifères, Salicinées, Tiliacées, Sapindacées, Clusiacées, Rhamnées, Juglandées, Malpighiacées, Pomacées, Mimosées, Papilionacées (sauf *Cytisus, Colutea*); *Liquidambar, Citrus, Acer, Cassia, Ceratonia*, etc.

5. — **Cristaux indépendants des éléments scléreux.** — Ulmacées, Morées, Artocarpées, Laurinées, Rubiacées, Caprifoliacées, Oléacées, Apocynées, Solanées, Saxifragées, Gentianées, Araliacées, Bignoniacées, Amygdalées, etc.; *Strychnos, Rhamnus, Æsculus, Amyris, Simaruba, Guiacum, Quillaya*, etc.

6. — **Cristaux de formes diverses, épars dans le liber secondaire.**

*a*. CRISTAUX EN OURSINS (Drusen). — *Aristolochia, Myrtus, Eugenia, Punica, Theobroma*, etc.

*b.* Cristaux prismatiques isolés. — Morées, Ulmacées, Sapotacées, Papilionacées, Rosacées, Apocynées, Acérinées, Mimosées, etc. ; *Platanus, Periploca, Strychnos, Pinus, Pawlonia, Illicium, Pittosporum, Malpighia, Buxus, Phyllanthus, Xanthoxylon, Amyris, Eucalyptus, Cassia, Ceratonia, Citrus, Zizyphus, Nerium*, etc.

*c.* Sable cristallin. — Cupressinées, Bignoniacées ; *Sequoia, Araucaria, Cinchona, Datura, Solanum, Aucuba, Lycium*. etc.

*d.* Raphides. — *Cinnamomum, Exostemma, Coto.*

*e.* Cristaux prismatiques isolés et raphides a la fois. — *Galipea.*

*f.* Cristaux prismatiques et macles (Drusen). — Bétulacées, Cupulifères, Artocarpées, Salicinées, Corylacées, Sapindacées, Anacardiacées, etc. ; *Viburnum, Cornus, Ribes, Rhamnus, Cœsalpinia, Rhus.*

*g.* Cristaux prismatiques et sable cristallin. — Certaines Solanées, Gentianées ; *Sambucus, Tectona*, etc.

*h.* Sable cristallin et raphides. — Oléacées.

*i.* Macles et raphides. — *Ampelopsis.*

7. — **Tubes criblés, avec crible simple** (type Courge) (1). — Ulmacées, Morées, Artocarpées, Laurinées, Verbénacées, Sapotacées, Berbéridées, Capparidées, Sterculiacées, Sapindacées, Malpighiacées, Rosacées, Papilionacées, Cœsalpiniées, Rhamnées, beaucoup d'Asclépiadées, de Gentianées, etc. ; *Aristolodna, Cinchona, Camellia, Citrus, Pistacia, Gaiacum, Cucurbita, Punica*, etc.

8. — **Tubes criblés avec plages criblées obliques** (type Vigne). — Cupressinées, Taxinées, Abiétinées, Bétulacées, Corylacées, Salicinées, Asclépiadées, Apocynées, Solanacées, Sapo-

(1) Nous avons vu, d'après les recherches de *L.-J. Léger*, qu'il ne faut plus attribuer autant de valeur à ce caractère et au suivant, puisque dans le liber secondaire de certaines plantes, les deux types de cloisons criblées peuvent se rencontrer.

tacées, Malvacées, Saxifragées, Cornées, Euphorbiacées, Myrtacées, etc...

9. — **Tubes criblés à diamètre plus large que celui des cellules de parenchyme libérien.** — Tiliacées, Juglandées, Simarubacées, Caprifoliacées, Morées, Mimosées, Magnoliacées, etc. ; *Fagus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Pyrus*, *Gymnocladus*, etc.

10. — **Rayons médullaires libériens élargis en éventail vers l'écorce primaire.** — Corylacées, Laurinées, Sapotacées, Ericacées, Malvacées (s. l.), Magnoliacées, Euphorbiacées, Légumineuses, Amygdalées, Diosmées, etc. ; *Strychnos*, *Aristolochia*, *Datura*, *Camellia*, *Rosa*, etc.

11. — **Développement intercalaire des rayons médullaires libériens.** — Sapotacées, Capparidées, Buttnériacées, Tiliacées, etc. ; *Malpighia*, *Croton*, *Anacardium*, *Galipea*, *Mespilus*, etc.

L'accroissement intercalaire dans ces familles ou ces genres est irrégulier, et donne lieu souvent à des élargissements locaux des rayons médullaires. D'une façon générale, la largeur de ces derniers est assez constante et prend une importance caractéristique. Dans beaucoup d'espèces et aussi parfois dans des genres et des familles presque tout entiers, on trouve des rayons médullaires composés d'un nombre de files de cellules assez constant. Citons quelques exemples :

*a*. Rayons médullaires a 1-2 assises. — *Conifères*, Asclépiadées, Salicinées, Oléacées, quelques genres d'Euphorbiacées, etc. ; *Alnus*, *Castanea*, *Jasminum*, *Viburnum*, *Nerium*, *Lycium*, *Datura*, *Camellia*, *Quassia*, *Gaiacum*, *Punica*, *Spiræa*, etc.

*b*. Rayons médullaires a plus de 2 assises, mais toujours peu élargis. — Ulmacées, Morées, Artocarpées, Laurinées, Malvées, Magnoliacées, Sapindacées, Anacardiacées, Pomacées, Rubiacées, Amygdalées, etc. ; *Liquidambar*, *Sambucus*, *Strychnos*, *Styrax*, *Myristica*, *Simaruba*, *Ceratonia*, etc.

*c*. Rayons médullaires très larges. — Ampélidées, Stérculiées, Tiliées, beaucoup d'Amentacées, etc. ; *Aristolochia*, *Tamarix* ; *Ribes*, *Menispernum*, *Anacardium*, *Rosa*, *Quillaya*, *Cytisus*, *Robinia*, etc.

On pourrait encore faire un groupement des plantes dans lesquelles les rayons médullaires se sclérifient entre les cordons libériens qu'ils réunissent : soit qu'il se forme des îlots de cellules seléreuses à la hauteur même des strates fibreuses du liber ; soit que la sclérification se manifeste d'une façon plus ou moins profonde dans toute l'étendue du rayon médullaire.

12. — **Rayons médullaires libériens sans cristaux.** — Conifères, Bétulacées, Salicinées, Rhamnées, Myrtacées, Pomacées, beaucoup de Légumineuses, etc. ; *Datura*, *Coto*, *Artocarpus*, *Buxus*, *Guaiacum*, etc.

13. — **Cristaux localisés dans les rayons médullaires, pas dans le parenchyme libérien.** — Malvées, Sterculiées, Capparidées, Buttnériacées, Aristolochia, Vitis, etc. ; *Styrax*, *Vitis*, *Menispermum*, *Myristica*, *Illicium*, *Berberis*, *Croton*, etc.

14. — **Liber sans cristaux, ni dans le parenchyme, ni dans les rayons médullaires.** — Eléagnées, Protéacées ; *Laurus*, *Daphne*, *Jasminum*, *Erica*, *Magnolia*, *Mahonia*, *Camellia*, *Ilex*, *Hura*, *Cytisus*, *Colutea*, etc.

Il est facile de voir, par ce groupement des caractères que fournit le liber secondaire des Dicotylédones et des Angiospermes, quel profit on doit en tirer dans les recherches d'anatomie systématique, et principalement dans les diagnoses, des écorces et des tiges usitées en Matière médicale.

Il nous paraît inutile d'insister davantage, car il faudrait passer en revue tous les travaux anatomiques parus depuis celui de Mœller. D'ailleurs dans les ouvrages classiques s'occupant spécialement des Drogues d'origine végétale, les caractères anatomiques occupent une place des plus importantes.

Il nous reste simplement à signaler les formes diverses que peut revêtir l'appareil sécréteur dont la présence dans le tissu criblé secondaire est extrêmement fréquent.

## Réservoirs secréteurs dans le liber.

### A. — LIBER PRIMAIRE.

Tige. — *Laticifères.* Chez la plupart des Liguliflores, on trouve adossés au liber primaire une rangée de laticifères qui le sépare de l'endoderme, et que Léger considère comme véritablement libériens, puisqu'à son avis le péricycle n'existe pas dans la plupart des plantes de cette sous-famille des Composées. Les mêmes laticifères apparaissent autour des fascicules criblés périmédullaires.

*Canaux secréteurs.* — Les canaux secréteurs se manifestent dans le liber primaire des *Araucaria* et *Widdringtonia*; la même formation existe chez les Mammées (*Mammea*, *Ochrocarpus*), les *Anacardiées* et les *Burserées*, le genre *Podoon*, etc.

De plus, on rencontre fréquemment ces organes dans la région péricyclique, adossés au faisceau libérien.

Racine.— *Laticifères.* La racine de certaines Composées, *Scolymus*, *Lampsana*, renferme à la fois des canaux secréteurs endodermiques et des files de cellules laticifères fusionnées, à l'intérieur des faisceaux libériens.

*Canaux sécréteurs.* — Dans les Anacardiacées, chez diverses Clusiacées et quelques Conifères (*Araucaria*), il existe des canaux secréteurs dans le liber primaire.

### B. — LIBER SECONDAIRE.

*Laticifères.* — Les laticifères anastomosés sont nombreux dans le liber secondaire de la *tige* et de la *racine* des Liguliflores, des Campanulacées, Papayacées, de certaines Fumariacées, Papavéracées (*Papaver*, *Chelidonium*, etc.); chez les Lobéliacées, Convolvulacées, Sapotacées, beaucoup de Bixacées, quelques Tubuliflores, etc.

Les Euphorbiacées, Asclépiadées, Apocynées, Morées, quelques Artocarpées possèdent des laticifères indéfiniment rameux, mais jamais anastomosés.

*Canaux secréteurs.* — Les canaux secréteurs se rencontrent fréquemment dans le liber secondaire de la racine et de la tige;

telles sont, par exemple, les Ombellifères, Araliacées, Cupressinées, Radiées, beaucoup de Tubuliflores, Clusiacées, Pittosporées, Hypéricacées. On trouve des canaux à gomme dans le liber stratifié de la tige de certaines Bixacées.

*Cellules secrétrices.* — Les cellules à essence isolées sont répandues dans le liber secondaire de la tige des Lauracées, Myristicacées, Pipéritées, Monimiacées, etc ; dans les rayons médullaires libériens des Liquidambarées.

*Ferments solubles dans le tissu criblé.* — On doit à GUIGNARD (1) l'étude précise de la localisation des ferments solubles dans les végétaux.

« La *racine* chez les Capparidées, Tropéolées et Résédacées renferme de nombreuses *cellules à myrosine* dans le parenchyme cortical et libérien secondaire ; chez les Linnanthées, où les formations secondaires font défaut, elle les a dans son parenchyme cortical primaire.

« Chez les Crucifères, c'est également dans le parenchyme libérien secondaire qu'on les rencontre presque exclusivement ; il n'y a guère que les racines charnues, comme celles du Raifort et du Radis qui en possèdent dans le parenchyme ligneux.

« La tige, dans les quatre premières familles, peut avoir des *cellules à myrosine*, soit à la fois dans l'écorce primaire, le liber primaire et secondaire ou la moelle (*Capparis*); soit dans l'écorce primaire et le liber primaire ou secondaire (*Cleome*, *Gynandropsis*, *Limnanthes*, *Tropæolum*, *Reseda*).

« La tige des Crucifères ressemble surtout à celle des Câpriers par la présence des cellules spéciales dans l'écorce primaire, le péricycle, le liber et la moelle ».

Dans la feuille, ces cellules existent dans le liber des faisceaux des nervures, quand ceux de la tige en renferment (*Capparis*, *Limnanthes*). On rencontre aussi des *cellules à myrosine* dans le parenchyme libérien secondaire de la racine des Papayacées.

En résumé, la répartition du tissu criblé peut fournir des caractères de haute valeur taxinomique (de famille, de tribu, de genre),

(1) L. Guignard. *Localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropéolées, Limnanthées, Résédacées.* Journal de Bot., t. VII, 1893, p. 457.— *Id. chez les Papayacées.* J. de Bot., t. VIII, 1894.

et les particularités de structure intime, présentent une importance variable pour les déterminations spécifiques. Ces derniers caractères joints à d'autres sont cependant de la plus grande utilité pour la systématique des familles.

Les mêmes observations s'étendent aux recherches concernant la Matière médicale, et s'appliquent à la détermination des racines, tiges et écorces médicinales : pour n'en citer qu'un seul exemple, ce sont les seuls caractères différentiels fournis par les éléments libériens qui permettent de tenter la diagnose si délicate de l'origine botanique de la plupart des écorces de Quinquina. L'étude du liber offre, comme on le voit, le plus grand intérêt pour les Pharmacologistes.

En terminant ce travail, je tiens à remercier MM. Masson, libraires, M. Morot, directeur du Journ. de Bot., et M. Sauvageau, professeur à Dijon, pour les différents clichés qu'ils ont mis à ma disposition. Parmi les 112 figures, réparties dans le texte, plus de 80 proviennent de mémoires originaux et sont dus à la plume de M. Bonard, dessinateur attaché au Laboratoire de Botanique de l'Ecole de Pharmacie ; je suis heureux de lui renouveler ici toute ma gratitude. Je ne veux pas oublier, non plus, mon ami M. Frick, pharmacien à Paris, dont la connaissance approfondie des langues étrangères m'a souvent rendu les plus grands services.

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

## PREMIÈRE PARTIE

*comprenant les principaux ouvrages à consulter sur la morphologie et la physiologie générales du tissu criblé.*


1. **H. Ambronn.** — *Ueber einige Fälle von Bilateralität bei den Florideen.* Bot. Zeit., 1880.
2. **J. Baranetski.** — *Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones.* Ann. Sc. nat. Bot., 8e s., t. III, 1896.
3. — *Epaississement des parois des éléments parenchymateux.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. IV, 1885, p. 138.
4. **De Bary.** — *Vergl. Anat. der Phanerogamen und Farne* 1877, p. 179-190.
5. — *Vergl. Morph. und Biologie der Pilze* 1884, p. 322-323.
6. **G. Beauvisage.** — *Sur les fascicules criblés enclavés dans le bois secondaire de la Belladone.* Journ. Bot., V., 1891.
7. **Bernhardi.** — *Beobachtungen über Pflanzengefässe und eine neue Art derselben.* Erfurt, 1805.
8. **Bianconi.** — *Sul sistema vascolare delle Foglie.* Bologne, 1838.
9. **J. Blass.** — *Untersuchungen über die physiologische Bedeutung der Siebtheil der Gefässbündel.* Ber. d. d. bot. Gesellsch., VIII, 1890, und Pringsheims Jahrb., 1891.
10. **Bliesenick.** — *Ueber die Obliteration der Siebröhren.* Berlin, 1891.
11. **Borzi.** — *S. fasci bicollaterali d. Crocifere.* Bull. Soc. bot. ital., Florence 1892.
12. **Gion. Briosi.**— *Ueber allgemeines Vork. von Stärke in den Siebröhren.* Bot. Zeitung, 1872.
13. **Chalon.** — *Matériaux pour servir à la déterm. des familles, genres, espèces par l'anat. des tiges.* Gand, 1867-68. Ext. du bull. de la Soc. royale de Bot. de Belgique.

**14**. **G. Chauveaud**. — *Sur le développement du faisceau libérien de la racine des Graminées.* Bull. du Muséum Hist. nat., t. I, 1895.

**15**. — *Sur le mode de formation des faisceaux libériens de la racine des Cypéracées.* Bull. Soc. Bot. de Fr., t. XLII, 1895.

**16**. — *Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes*, C. R., t. CXX, 1895.

**17**. — *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones.* Ann. Sc. nat. Bot., 8e s., t. IV, 1896.

**18**. — *Sur l'évolution des tubes criblés primaires.* C. R., T. CXXV, 1897, p. 545.

**19**. **Fr. Czapek**. — *Zur Physiologie des Leptoms der Angiospermen.* Ber. d. d. bot. Ges., t. XV, 1897.

**20**. **Dippel**. — *Berich. der 39. Naturforscherversammlung* zu Giessen, 1864.

**21**. — *Das Mikroskop.* II, Theil, p. 132-199-200.

**22**. **Faivre**. — *Des incisions annulaires et de leurs effets.* Ann. sc. nat. bot., 5e s., t. XII, 1869.

**23**. **A. Fischer**. — *Untersuch. über die Siebröhrensystem bei d. Cucurbitaceen.* Berlin, 1884.

**24**. — *Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter.* Sept.-Abdr. aus d. Ber. der Math.-Phys. Classe Königl. Sächs Ges. der Wiss., XXXVII, 1885.

**25**. — *Ueber der Inhalt der Siebröhren in den unverletzten Pflanze.* Ber. d. d. bot. Gesellschaft, t. III, 1885.

**26**. — *Neue Beitrage zu Kenntn. d. Siebr.* Berichte den Math. Phys. Classe der sächs. Akad. der Wiss., 1886.

**27**. — *Beitrage zur Physiologie der Holzgewächse.* Iahrb. f. wiss. Bot., XXII, 1890.

**28**. **Léon Flot**. — *Recherches sur la zone périmédullaire de la tige.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., XVIII, 1893.

**29**. **Franck**. — *Ein Beitrag zur Kenntniss der Gefässbündel.* Bot. Zeit. 1854.

**30**. **Frank**. — *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie.* I. Berlin, 1890; *Lehrb. d. Botanik.*, 1892.

**31**. **Mlle A. Frémont**. — *Sur les tubes criblés extra libériens dans la racine des Œnothéracées.* Journ. de Bot., V, 1891, p. 194; *Notes sur les tubes criblés extra libériens dans la racine des* Lythrum. Journ. de Bot., V, 1891, p. 448.

**32**. **H. R. Gœppert**. — *Recherches sur la structure anatomique des tiges de* Casuarina. Linnæa, 1841, *analysé in* Ann. Sc. nat. bot., 2e s., XVIII, 1846.

**33**. **Gravis**. — *Anatomie et physiologie des tissus conducteurs chez les plantes vasculaires.* Bruxelles, 1886.

**34**. **Guillaud**. — *Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus dans les Monocotylédones.* Ann. Sc. nat. bot., 6e s., t. V, 1878.

**35**. **Haberlandt**. — *Physiol. und Pflanzenanatomie.* Leipzig, 1897.

**36**. — *Zur Anat. und Phys. der Laubmoose.* Iarhb. f. wiss. Bot., XVII, 1885, p. 359.

**37. Hanstein.** — *Die Milchsaftgefässe*, etc. Berlin, 1864.

**38.** — — *Ueber die Leitung der Saftes..... die Rind.* Pringsheims Jahrbücher, 1860.

**39. H.-B. Hanstein.** — *Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen.* Jarhb. fur w. bot., XXIV, 1892.

**40. Th. Hartig.**— *Vergleich. Untersuch. ü d. Organisation des Stammes d. einh. Waldbäume.* 1837, p. 125.— Jahresb. des bot. Vereins am Mittel und Niederrhein. Bonn et Coblentz, 1837.

**41.** — *Vollst. Naturgeschicht. d. f. Culturpfl.* Berlin, 1851.

**42.** — *Ueber die Entwickelung der Iahringes der Holzpflanzen.* Bot.Zeitung, 1853, p. 571.

**43.** — *Ueber die Querscheidewande der einzelnen Gliedern der Siebröhren in* Cucurbita Pepo. Bot. Zeit., 1854, p. 51.

**44.** — *Ueber die Thätigkeit der Siebfasergewebes bei Rückleitung der Bildungsäfte.* Bot. Zeitung, 1863.

**45. Hérail.** — *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., II, 1885.

**46. Hovelacque.** — *Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées.* Thèse Fac. sc. Paris, 1888.

**47. Ed. de Janczewski.** — *Sur la structure des tubes cribreux.* C. R. de l'Ac. des Sc. 1878.

**48.** — *Etudes comparées sur les tubes cribreux.* Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. XIV, 1882.

**49.** — *Etudes comparées sur les tubes cribreux.* Mémoires de la Société des sciences naturelles et mathématiques de Cherbourg. t. XXIII, p. 209, 1882.

**50. J. Klein.** — *Ueber Siebröhren bei den Florideen.* Flora, 1877.

**51. Klinge.** — *Vergl. histolog. Untersuchung der Gramineen und Cyperaceen Wurzeln.* Mémoires de l'Ac. des Sc. de St-Pétersbourg, t. XXVI, 1879.

**52. F.-W. Krah.** — *Vertheil. d. parenchymat. Elemente im Xylem und Phloem.* Berlin, 1883.

**53. Kraus.** — *Ueber den Siebröhreninhalt von* Cucurbita. Sitzb. d. naturf. Ges. zu Halle, 1884.

**54. Kühn.** — *Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefässkryptogamen.* Flora, 1889, p. 470-480.

**55. Lamounette.** — *Recherches sur l'origine morphologique du liber interne.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. XI, 1890.

**56. H. Lecomte.** — *Décortication annulaire des arbres.* Journ. de Bot., I, 1887.

**57.** — *Note sur le développement des parois criblés dans le liber des Angiospermes.* Bull. Soc. bot., t. XXXV, 1889.

**58.** — *Contribution à l'étude du liber des Angiospermes.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. X, 1889.

**59.** — *A propos d'un travail de M. Blass sur le rôle des tubes criblés.* Journ. de Bot., IV, 1890.

**60.** — *Sur le rôle du Liber.* Journ. de Bot., t. IV, 1890.

**61. L.-Jules Léger.** — *Recherches sur l'origine et les transformations des éléments libériens.* Mém. de la Soc. Linn. de Normandie, t. XIX. 1896.

**62. P. Lesage.** — *Sur la différenciation du liber dans la Racine.* C. R., CXII, 1891, p. 144.

**63. O. Lignier.** — *De l'importance du syst. libéroligneux foliaire en Anatomie végétale.* C. R. t. CVII, 1888.

**64. Link.** — *Grundlehre der Anatomie und Physiologie der Pflanzen.*1807.

**65. M. Mirande.** — *Sur les laticifères et les tubes criblés des* Cuscutes monogynées. Journ. Bot. Morot, t. XII, 1898.

**66. C.-F. Brisseau-Minbel.** — *Hist. nat. générale et particulière des plantes.* T. I, p. 163. An X. 1801.

**67.** — *Exposition de la théorie de l'organisation végétale,* 2e édit. Paris, 1809.

**68. B. Mirbel.** — *Sur l'origine et le développement du liber.* Bull. Soc. Philom., 1816.

**69. De Mirbel.** — *Sur l'origine du liber et du bois.* Mémoires du Muséum, 1828.

**70. J. Moeller.** — *Anatomie der Baumrinden.* Berlin, 1882.

**71. H.-V. Mohl.** — *Einige Andeutungen über d. Bau des Bastes.* Bot. Zeit. 1855.

**72. Morot.** — *Recherches sur le péricycle.* Ann. Sc. nat. Bot., 6e. s., t. XX, 1885.

**73. C. Nägeli.** — *Ueber die Siebröhren von* Cucurbita. Sitzungsb. d. Münchener Akad. *1861.*

**74. Cl. Perrault.** — *Essais de Physique ou Recueil de plusieurs traités touchant les choses naturelles.* T. I, 1680, p. 173.

**75. Pfeffer.** — *Handb. der Pflanzenphysiologie.* Leipzig, 1897.

**76. G. Poirault.** — *Sur les tubes criblés des Filicinées et des Equisétinées.* C. R. CXIII, 1891.

**77.** — *Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires.* Ann. Sc. nat. bot., 7e s., t. XVIII, 1893.

**78. Raciborski.** — *Ein Inhaltzkörper des Leptoms.* Berichte der d. bot. Gesellsch., t. XVI, p. 3, 1898.

**79.** — *Weitere Mittheilungen über das Leptomin.* Ber. d. Gesellsch, t. XVI. 1898, p. 119-123.

**80. Rudolphi.** — *Anatomie der Pflanzen.* Berlin, 1807.

**81. Russow.** — *Vergleichende Untersuchungen zur Histologie der Leitbündel-Kryptogamen, der Phanerogamen und Marsiliaceen.* St-Pétersbourg, 1872, p. 118.

**82.** — *Ueber den Bau und die Entwickelung der Siebröhren.* Sitzungsb. der Dorpater Naturforsch. Gesellsch., 1882. *Trad. in :* Ann. Sc. nat. Bot. 6e s., XIV, 1882.

**83. J. Sachs.** — *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* Leipsig, 1882.

**84.** — *Uber die Stoffvelchse das Material zum wachsthum der Zellhäute liefern.* Pringsheim's Jahrb., III

**85. Sanio.** — *Bau und Entwickelung des Korks.* Jahrb. für wiss. Bot., t. II. 1860.

**86. Schacht.** — *Der Baum.* 3e Auflage, 1860.

**87. Schleiden.** — *Arch. für Naturgeschichte,* von Dr Wiegmam, 1839. *Extrait in :* Ann. Sc. nat. Bot., 2e s., XII, 1839.

**88. Scott.** — *On some recent progress in our knowledge of the Anatomy of Plants*. Annals of. Bot., t. IV, 1890.

**89. Sprengel.** — *Anleitung zur Kenntniss der Gewächse*, in Briefen Halle, 1802.

**90. Ed. Strasburger.** — *Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen*. Iena, Gust. Fischer, 1891.

**91. Terletzki.** — Pringsheim Jahrbs. f. wiss., Bot., XV, p. 472.

**92. Treub.** — *Sur la localisation, le transport et le rôle de l'acide cyanhydrique dans le* Pangium edule Reinw. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, t. XIII, 1896.

**93. Treviranus.** — *Vom invendigen Bau der Gewächse und von der Saftbewegung in denselben*. Göttingen, 1806.

**94. Van Tieghem.** — *Sur quelques points de l'Anatomie des Cucurbitacées*. Bull. Soc. Bot. de Fr,. t. XXIX, 1882, p. 281.

**95.** — *Sur les fibres libériennes primaires de la racine des Malvacées*. Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., VII, 1888.

**96.** — *Mémoire sur la racine*. Ann. Sc. nat. Bot.,t. XIII, 1871.

**97. J. Vesque.** — *Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce*. Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. II, 1875.

**98. A. Weiss.** — *Ueber gegliederte Milchsaftgefässe im Fruchtkörper von* Lactarius deliciosus. Sitzb. d. Wiener Akad. der Wiss., I, 1885.

**99. Westermaier und H. Ambronn.** — *Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling-und Kletterpflanze*. Flora, n° 27, 1881.

**100. Wilhelm.** — *Beiträge zur Kenntnis des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen*, Leipsig, 1880.

**101. H. Will.** — *Zur Anatomie von* Macrocystis luxurians. Bot. Zeit., 1884.

**102. N. Wille.** — *Siebhyphen bei den Algen*. Ber. d. d. bot. Ges., 1885.

**103. E. Zacharias.** — *Ueber den Inhalt der Siebröhren von* Cucurbita Pepo. Bot. Zeit., 1884.

## DEUXIÈME PARTIE

*Comprenant les principaux travaux dans lesquels se trouvent divers renseignements sur le tissu criblé, et principalement sur sa répartition* (1).


**104. C. Avetta.** — *Contribuzione allo studio delle anomalie di struttura nelle radici delle Dicotiledoni.* Annuario del R. Istituto bot. di Roma, IIIe année, 1887.

**105. C.-E. Bertrand.** — *Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères.* Ann. Sc. nat. Bot., 5e s., XX, 1874.

**106. A.-M. Boubier.** — *Recherches sur l'Anatomie systématique des Bétulacées et Corylacées.* Malpighia, t. X, no 115.

**107. Briquet John.** — *Anatomie comparée de plusieurs groupes de Gamopétales.* Archives des Sc. phys. et nat. Genève. Vol. I. 1896.

**108.** — *Recherches anatomiques sur l'appareil végétatif des Phrymacées, Stilboïdées, Chloanthoïdées et Myoporacées.* Mém. Soc. phys. et hist. nat. de Genève, t. XXXII, 1897.

**109. E. Bureau.** — *Valeur des caractères tirés de la structure de la tige pour la classification des Bignoniacées.* Bull. Soc. bot. de Fr., t. XIX, 1872.

**110. A. Chatin.** — *Anatomie comparée des végétaux,* IIe partie. *Végétaux parasites.* Paris, 1856-1867.

**111. G. Cerulli-Irelli.** — *Contribuzione allo studio della struttura della radice nelle Monocotiledoni.* Ann. del. R. Istit. bot. di Roma, Ve ann., 1893.

**112. R. Chodat.** — *Sur l'origine des tubes criblés dans le bois.* Arch. des Sc. phys. et naturelles, 3e s., t. XXVII, Genève, 1892.

**113.** — *Contribution à l'étude des anomalies du bois.* Atti del Congresso Bot. internazionale, Gênes, 1892.

**114. R. Chodat et Roulet.** — *Structure anormale de la tige de* Thunbergia laurifolia. Archives des Sc. phys. et nat., t. XXVII, Genève, 1892.

**115. Costantin et Dufour.** — *Contribution à l'étude de la tige des Lécythidées.* Bull. Soc. bot., t. VII, 1885.

**116. Courchet.** — *Etude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies que présentent leurs organes végétatifs.* Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. XVII.


(1) Nota. — Il faudrait citer ici toutes les recherches originales, ayant trait à l'histologie comparée. Nous ne faisons qu'indiquer ceux des mémoires qui nous ont paru contenir le plus de renseignements sur notre sujet.

117. **Crüger.** — *Einige Beiträge zur Kenntniss von sogenannten anomalen Holzbildung der Dicotylenstammes.* Bot. Zeit., 1850.

118. **Dangeard.** — *Monographie anatomique des* Acanthophyllum. Le Botaniste, 1889.

119. **F. Debray.** — *Etude comparative des caractères anatomiques et du parcours des faisceaux fibro-vasculaires des Pipéracées.* Analysé in Bull. Soc. Bot., 1887.

120. **Dutailly.** — *Recherches sur le développement des Asparaginées.* A.F.A.S., 1896. Congrès de Carthage.

121. **Flückiger und Schaer.**—*Strychos Ignatii.*Archiv.der Pharmacie, 1887

122. **W. Futterer.**— *Beiträge zur Anatomie und Entwickelunsgeschichte der Zingiberaceæ.* Bot. Centralb., t. LXVIII et t. LXIX.

123. **Garcin.** — *Recherches sur les Apocynées.* Ann. Soc. Bot. Lyon, 15e ann., 1889.

124. **Gaudichaud.** — *Observations sur quelques points de Physiologie et d'Anatomie comparée des végétaux, etc.* Archives de Bot. de GUILLEMIN, t. II, Paris, 1833.

125. — *Recherches générales sur l'Organographie, la Physiologie et l'Organogénie des Végétaux.* Mém. des savants étrangers à l'Académie, Paris, 1841.

126. **St. Gheorghieff.** — *Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Chenopodiaceen.* Bot. Centralbl., t. XXX et XXXI, 1887.

127. **E. Gilg.** — *Beiträge zur vergleichende Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceæ.* Bot. Jahrb., f. Syst., XIII, 1891.

128. — *Ueber die Anatomie der Acanthaceengattungen* Afromendoncia *und* Mendoncia. Ber. d. d. Bot. Gesellsch., XI, 1893.

129. **Th. Hartig.** — *Beiträge zur vergleichende Anatomie der Holzpflanzen.* Bot. Zeit., 1859.

130. **Hérail.** — *Sur l'existence du liber médullaire dans la racine.* Compt. rend., CXII, 1891.

131. **M. Hobein.** — *Beitrag zur anat. Charakteristik der Monimiaceen, unter vergleich. Berucksichtigung der Lauraceæ.* Bot.Jahrb. f.Syst., t.X. 1888.

132. **L. Jost.** — *Die Zerklüftungen einiger Rhizome und Wurzeln.* Bot. Zeit., 1890.

133. **Adr. de Jussieu.** — *Sur les tiges de diverses Lianes et particulièrement sur celles de la famille des Malpighiacées.* Ann. Sc. nat. Bot., 3e s., t. XV, 1841.

134. **Koch.** — *Ueber den Verlauf und die Endigungen der Siebröhren in den Blättern.* Bot. Zeit., 1884.

135. **Kolderup-Rosenvinge.** — *Anatomisk Undersægelse af Vegetations organerne hos* Salvadora. Oversigt K. Dansk. Selskabs Forh., 1880-1881.

136. **O. Kruch.** — *Fasci midoll. d. Cicoriacee.* Ann. del. R. Istituto Bot. di Roma, 1890.

137. — *Ricerche anatomiche ed istogeniche sulla* Phytolacca dioica. Ann. del. R. Istit. Bot. di Roma. Ann. V., 1893.

138. **Otto Krüger.** — *Beitrag zür Kenntniss der sogenannten anomalen Holzbildungen.* Inaug. dissert. Leipsig, 1884.

**139. G. Kuntze.** — *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Malvaceen.* Bot. Cent., XLV, 1891.

**140. Leclerc du Sablon.** — *Sur l'Anatomie de la tige de la Glycine.* Revue gén. de Bot., t. V, 1893.

**141. L.-Jules Léger.** — *Recherches sur l'appareil végétatif des Papavéracées.* Mém. de la Soc. Linn. de Normandie, t. XVIII, 1895, p. 219.

**142. K. Leist.** — *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Saxifrageen.* Bot. Centralbl., XLIII, 1890.

**143. M. Leonhard.** — *Beiträge zur Anatomie der Apocynaceen.* Bot. Centr., t. XLV, 1891.

**144. Lignier.** — *Recherches sur l'Anatomie comparée des Calycanthacées des Mélastomacées et des Myrtacées.* Arch. du Nord de la France, t. III, 1886-1887.

**145.** — *Recherches sur l'Anatomie des organes végétatifs des Lecythidacées.* Bull. Sc. de la France et de la Belgique, t. XXI, 1890.

**146. Marié.** — *Recherches sur la structure des Renonculacées.* Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. XX, 1885.

**147. Mettenius.** — *Einige Beobachtungen über den Bau der* Bignonieen. Linnæa, 1847.

**148. A. Meyer.** — *Ueber* Gentiana lutea *und ihre nächsten Verwandten.* Archiv. der Pharm., 1883.

**149. Michalowski.** — *Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte von* Papaver somniferum. Graz., 1881.

**150. M. Mœbius.** — *Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit centralem Phloem und peripherischem Xylem.* Bericht. d. d. Bot. Gesellsch., V., 1887.

**151. Morot.** — *Anatomie des Basellacées.* Bull. Soc. Bot. Fr., t. XXXI, 1884.

**152. F. Müller.**— *Ueber das Holz um Desterro wachsenden kletterpflanzen.* Bot. Zeit., 1866.

**153. Nægeli.** — *Ueber das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen.* Beiträge zur wissenchaftl. Botanik, 1858.

**154. Netto.** — *Sur la structure anormale de la tige des Lianes.* Ann. Sc. nat. Bot., 4e s., t. XX, 1863 et 5e s., t. VI, 1886.

**155. Edg. W. Olive.** — *Contributions to the histology of the Pontederiaceæ.* Bot. Gazette, v. XIX, 1894.

**156. D. Oliver.** — *On the structure of the stem in certain species of* Caryophylleæ *and* Plumbaginæ. Trans. Linn. Soc., t. XXII. 1859.

**157. Parmentier.**— *Recherches taxinomiques et anatomiques sur les Œnothéracées et Haloragacées.* Ann. Sc. nat. Bot., 8e s., t. V, 1897.

**158. Pax.** — *Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben.* Bot. Jahrbücher, t. V, 1884.

**159. E. Perrot.** — *Sur les îlots libériens intraligneux des Strychnos.* J. de Bot., t. IX, 1895.

**160.** — *Sur le tissu criblé extralibérien et le tissu vasculaire extraligneux.* C. R., t. CXXV, 1897, p. 1115.

**161.** — *Sur le tissu conducteur surnuméraire.* Journ. de Bot., t. XI, 1897.

**162.** — *Anatomie comparée des Gentianacées.* Ann. Sc. nat. Bot., 8e s., t. VII, 1899.

**163. O.-G. Petersen.** — *Momenter til Caryophyllaceen anatomi.* Botanisk Tiddskrift, t. XVI, 1888.

**164. Petersen.** — *Ueber das Auftreten bicollateraler Gefässbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien, und über den Werth derselben für die Systematik.* Bot. Jahrbücher, t. III, 1882.

**165. R. Pirotta.** — *Contribuzione all. anatomia comparata della foglia.* Annuario del R. Istituto botanico di Roma, 11e ann., 1887.

**166. G. Poirault.** — *Sur quelques points de l'Anatomie des organes végétatifs des Ophioglossées.* C. R., CXII, 1891.

**167. Potonié.** — *Leitbündel d. Gefässcryptogamen.* Jahrb. d. Kg. Bot. Gartens zu Berlin, t. II, 1883.

**168. Ch. Queva.** — *Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées.* Mém. Soc. des Sciences de Lille, 1894.

**169. Ad. Reinsch.** — *Ueber die anatomischen Verhältnisse der Hamamelidaceæ*, etc. Bot. Jahrb. f. Syst., XI, 1890.

**170. Martin Rikli.** — *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide.* Jahrb. f. Wiss. Bot., t. XXVII.

**171. Ch. Roulet.** — *Anatomie comparée du genre* Thunbergia. Bull. Herb. Boiss., t. II, 1894.

**172. Francesco Saccardo.** — *Ricerche sull'anatomia delle Typhaceæ.* Malpighia, v. IX, 1895.

**173. C. Sanio.** — *Notiz über Verdickung des Holzkörpers bei* Tecoma radicans und *Ueber endogene Gefässbündelbildung.* Bot. Zeit., 1864.

**174. A. Saupe.** — *Der anatomische Bau des Holzes der Leguminosen und sein systematischer Werth.* Flora. 1887.

**175. Sauvageau.** — *Sur la racine des plantes aquatiques.* Journ. de Bot., t. III, 1889.

**176.** — *Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques.* Ann. Sc. nat. Bot., 1891.

**177.** — *Sur la tige des* Cymodocea *et des* Zostera. Journ. de Bot., t. V, 1891.

**178.** — *Notes biologiques sur les* Potamogeton. Journ. de Bot., t. VIII, 1894.

**179. Sauvan.** — *Sur les îlots libériens intraligneux des* Strychnos. Journ. de Bot., t. IX. 1895.

**180. Schenck.** — *Vergl. Anat. der submersen Gewächse.* Bibliotheca botanica, Cassel, 1886.

**181.** — *Beiträge zur Anatomie der Lianen.* Iéna, 1893.

**182.** — *Ueber die Zerluftungsvorgänge in anomalen Lianenstammen.* Jahrb. f. Wiss. Bot., t. XXVII, 1895.

**183. Schleiden.**—*Grundzüge der Wissenchaft. Botanik*, t. I, 1846 et t. II, 1861.

**184. Schreiber.** — *Das Dickenwachsthum des monokotyled. und dicotyl. Stammes*, etc. Bot. Zeit., 1865.

**185. Schumann.** — *Beitrag zur Anatomie des Compositenstengels.* Bot. Cent., XLI, 1890.

**186. D.-H. Scott.** — *The anatomical characters presented by the penduncle of Cycadaceæ.* Ann. of. Bot., v. XI, n° XLIII.

**187. D.-H. Scott.** — *On a some points in the Anatomy of* Ipomæa versicolor. Ann. of. Bot. Vol. V, 1891 (2 planches).

**188. D.-H. Scott et G. Brebner.** — *On the Anatomy and Histogeny of Strychnos.* Annals of Bot., III, 1889.
**189.** — *On Internal Phloem in the Root and Stem of Dicotyledons.* Annals of Bot., t. V, 1891.
**190.** — *On the secondary Tissues in certain Monocotyledons.* Annals of Bot., t. VII, 1893.
**191. J. Seligman.** — *Ueber anatomische Beziehungen der Campanulaceen und Lobeliaceen zu den Compositen.* Bot. Centralbl., XLIII, 1890.
**192. F. Simon.** — *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Epacridaceæ und Ericaceæ.* Bot. Jahrb. f. Syst., XIII, 1890.
**193. H. Solereder.** — *Ueber den Systematischen Werth der Holzstructur.* Diss. inaug. Munich, 1885.
**194.** — *Beiträge zur vergleich. Anatomie der Aristolochiaceen etc.* Bot. Jahrbüch. f. Syst., t. X., 1888.
**195.** — *Ein Beitrag zür anatomischen Chavakteristik und zur Systematik der Rubiaceen.* Bull. Herb. Boiss., 1re ann., 1893.
**196.** — *Systematische Anatomie der Dicotyledonen.* Stuttgart, 1898-1899.
**197. Zu Solms-Laubach.** — *Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernahrungsorgane parasitischer Phanerogamen.* Pringsheim's Jahrb. für Wiss. Bot., t. VI, 1868.
**198. Trecul.** — *Remarques sur la structure des Cyathéacées.* Ann. Sc. nat. Bot., 5e s., XII.
**199. Treviranus.** — *Ueber einige Arten anomalischer Holzbildung bei Dicotyledonen.* Bot. Zeit., 1847.
**200. Van Tieghem.** — *Recherches sur la structure des Aroïdées.* Ann. Sc. nat. Bot., 5e s., t. VI, 1867.
**201.** — *Struct. des Typhacées.* Ann. Sc. nat. Bot., 5e s., t. VI.
**202.** — *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. VIII, 1889.
**203.** — *A propos des faisceaux criblés médullaires de la tige des Composées Liguliflores.* Journ. de Bot., t. V. 1891,
**204.** — *Sur la structure et les affinités des Memécylées.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. XIII, 1891.
**205.** — *Structure et affinités des Abies et des genres les plus voisins.* Bull. Soc. Bot., XXXVIII, 1892.
**206.** — *Sur les tubes criblés extralibériens et les vaisseaux extraligneux.* Journ. de Bot., t. V, 1891.
**207.** — *Sur la structure des Aquilariées.* Journ. de Bot., VI, 1892.
**208.** — *Structure et affinités des Thyméléacées et Pénéacées.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., XVII, 1893.
**209. Van Tieghem et Morot.** — *Anatomie des Stylidiées.* Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. XIX, 1884.
**210. Vöchting.** — *Der Bau und die Entwickelung der Stamm der Melastomaceen.* Hanstein's Bot. Abhandl., t. III, Bonn., 1875.
**211. Volkens.** — *Flora d. Ægypten visten.* Sitzungsb. d. k. preuss. Akak. d. Wissenchaft zu Berlin, 1886.
**212. P. Vuillemin.** — *Faisceaux criblés médullaires des Liguliflores.* Journ. de Bot., t. V, 1891.

**213.** — *Mémoire sur la tige des Composées*. Paris, 1884.

**214. J.-E. Weiss.** — *Anat. und Phys. d. fleischig verdickten Wurzeln.* Flora, 1880.

**215.** — *Markständiges Gefässbundel system und Blattspuren.* Bot. Centralbl., t. XV, 1883.

**216. Westermaier.**— *Beiträge zür vergl. Anatomie der Pflanzen.* Monatsber. Kgl. Akad. d. Wiss., zu Berlin, 1881.

**217. Wille.** — *Om Stamens og Bladenes Bygning hos Vochysiaceerne.* Oversigt K. Danske Vidensk. Selskalbs Forhandl., 1882-1883. Résumé in Bot. Zeit., 1882, p. 724.

**218. W.-C. Worsdell.** — *The anatomy of the stern of Macrozamia compared with that of other genera of Cycadaceæ.* Ann. of. Bot., v. X, n° XL.

**219. Yungner.** — *Ueber die Anatomie der Dioseoraceen.* Bot. Centralb. t. XXXVIII, 1889.

**220. A. Zimmermann.** — *Ueber den anatomischen Bau der Ochnaceæ und die systematische Stellung der Gattungen,* Lophira *Banks. und* Tetramerista Miq., t. XI, 1893.




Imprimerie et Lithographie L. Declume, à Lons-le-Saunier.